INSTITUTO BOTÂNICO DA UNIVERSIDADE DE COIMBRA

BOLETIM
DA
SOCIEDADE BROTERIANA

(FUNDADO EM 1880 PELO DR. JÚLIO HENRIQUES)

VOL. XV — 2.ª SÉRIE

REDACTORES:
PROF. DR. A. FERNANDES
PROF. AUX. A. TABORDA DE MORAIS



1941

Composição e impressão das Oficinas
da Tip. Alcobacense, Lt. — Alcobaça

MICRÓSPOROS POLINUCLEARES NUMA RAÇA DE *ANTIRRHINUM MAJUS* L.?

por

FLÁVIO RESENDE (1)

Recebido para publicação em 14 de Dezembro de 1940.

EM duas raças de *Antirrhinum majus* — *A. majus «Trier»* e *A. majus «50»* — verifiquei que se encontram, em contradição com investigações anteriores, três nucléolos na profase da meiose (RESENDE 1940). Estes três nucléolos são diferentes no tamanho: um é muito maior que os dois restantes, mais ou menos iguais entre si (comp. RESENDE l. c., fig. 1 e fig. 8).

Com o fim de averiguar se as condições da condensação nucleolar no que respeita ao número e tamanho dos nucléolos eram na mitose as mesmas da meiose, observei também os nucléolos na gamofase. Observações realizadas nos micrósporos não mostraram qualquer divergência.

Uma linha heterozigótica da «raça 50» mostrou porém formação anormal de tétradas. Além das irregularidades vulgarmente conhecidas e observadas correntemente nos trabalhos extremamente freqüentes sôbre citologia da meiose, como pontes, cariómeros, etc., observa-se, *em micrósporos de tétradas de aspecto normal, em vez de um, dois ou três «núcleos»* (fig. *a-f*, Est. I).

Como estas formações tão extraordinárias se explicam não o sei por enquanto. A possibilidade de uma segunda ou terceira mitose depois da segunda divisão de redução, como TUAN (1931) observou em *Gasteria*, não é admissível

(1) Equiparado a bolseiro pelo I. A. C., actualmente em «Berlin-Dahlem, K. W. I. für Biologie, Abt. VON WETTSTEIN».

aqui porque os «núcleos» nunca são iguais entre si (1): há sempre um grande e um (caso de dois), ou dois (caso de três) pequenos (v. fig. *a-f*, Est. I). O facto de *cada «núcleo» ter o seu «nucléolo» correspondente em tamanho e nunca haver mais de três «núcleos»*, isto é, *nunca mais «núcleos» do que o número máximo de nucléolos normalmente existentes*, indica que esta curiosa formação de micrósporos polinucleares está de qualquer maneira relacionada com um comportamento especial dos SAT-cromosomas nesta linha, que eu ainda não descobri.

É contudo feito com tôda a reserva o emprêgo da palavra núcleo, pois é êste um caso tão estranho e inesperado que me não decido por enquanto a afirmar com certeza absoluta que se trata de verdadeiros núcleos. O facto de na maior parte dos casos (fig. *a-f*, Est. I) se observar apenas o «nucléolo» sem que a auréola «nuclear» se distinga torna possível o admitir-se que estes «nucléolos» não sejam outra coisa que desconhecidas formações plasmáticas mostrando às vezes uma auréola, que a coloração pelo carmim não permite distinguir dos verdadeiros núcleos. Em qualquer dos casos trata-se de formações desconhecidas, cuja verdadeira natureza futuras investigações decidirão.

* * *

Alguns micrósporos mostram, além do número normal de nucléolos (três), pequenos corpúsculos nucleolares (fig. *c*-2, fig. *d*-4 e fig. *f*-4). Casos idênticos ao da fig. *f*-4 foram até hoje observados por MCCLINTOCK (1934, esporos do tipo IV). Formações semelhantes às das figs. *c*-2 e *d*-4 podem ser também as de MCCLINTOCK (l. c.), ou as observadas por HEITZ (1931) em *Vicia monanthos*, GREIGHTON (1934) em *Zea Mays* e MATSUURA (1938) em *Trillium kamtschaticum* ou ainda as observadas por mim em *Ant. majus* (RESENDE 1940, fig. 7).

Estas observações realizadas numa linha heterozigótica de *A. majus* apoiam talvez a opinião de MCCLINTOCK, que considera a condensação nucleolar condicionada por genes,

---

(1) A observação de TUAN mostra além disso um caso bem diferente: no caso de *Gasteria* formam-se 8 micrósporos.

que em *Zea Mays* devem estar localizados no ramo maior do cromosoma 9.

DEUTSCHE ZUSAMMENFASSUNG

In einer heterozygotischen Linie von *Antirrhinum majus* «Sippe 50» wurde festgestellt, dass viele Mikrosporen noch in dem Tetradenzustand statt einem zwei bzw. drei «Kerne» aufweisen. Diese «Kerne» sind nicht gleich gross, sondern zwei sind kleiner und einer ist gröserer. Da jeder dieser «Kerne» einen seiner Grösse entsprechenden «Nucleolus» besitzt und niemals mehr als drei «Kerne» beobachtet wurden, wird angenommen, dass diese merkwürdige Mehrkernigkeit in irgend welchem Zusammenhang mit den SAT-Chromosomen steht. Da es sich aber um sehr sonderbare Erscheinungen handelt werden die Worte Kern und Nucleolus mit Vorbehalt gebraucht und daher «Kern» und «Nucleolus» geschrieben. Es besteht immer noch die Möglichkeit, es handele sich um irgend welche unbekannte plasmatische Strukturen, die durch die Karminfärbung das Aussehen eines Kerns vortäuschen. Weitere Untersuchungen werden versuchen diese Frage zü entscheiden.

Einige Mikrosporen zeigen mehr als drei Nucleolen. Diese Fälle werden im Vergleich mit anderen ähnlichen wielfach in der Literatur vorhandenen diskutiert (s. S. 6).

BIBLIOGRAFIA

GREIGHTON. — Observações referidas por McCLINTOCK (1934).

HEITZ, E., 1931. — Nucleolen und Chromosomen in der Gattung *Vicia*. *Planta*, **15**.

MATSUURA, H., 1938. — Chromosome studies on *Trillium kamtschaticum* VI. On the nucleolus-chromosomerelationship. *Cytologia*, **9**, 55.

McCLINTOCK, B., 1934. — The relation of a particular chromosomal element to the development of the nucleoli in *Zea mays*. *Z. Zellforch.*, **21**.

RESENDE, F., 1940. — Die Nucleolen bei *Antirrhinum majus* L. *Ber. d. Deutsch Bot. Gesellschaft*, **58**.

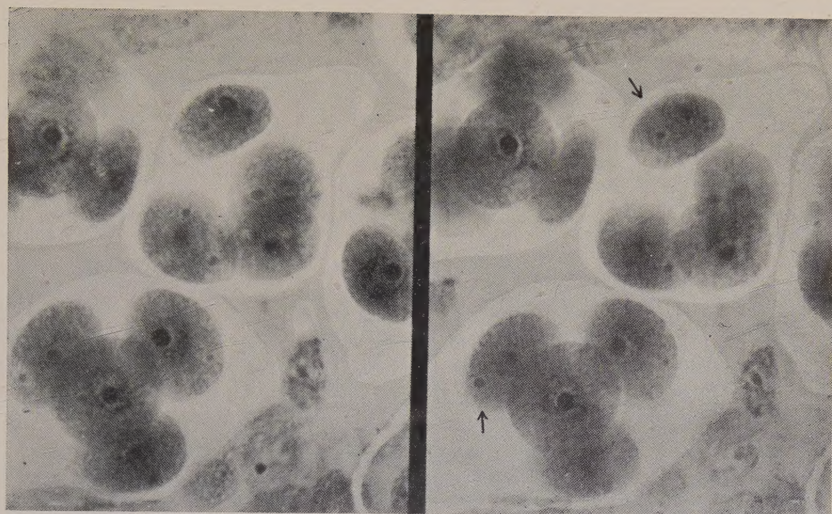
TUAN, H., 1931. — Unusual aspects of meiotic and postmeiotic chromosomes of *Gasteria*. *Bot. Gaz.*, **92**.

EXPLICAÇÃO DAS FIGURAS

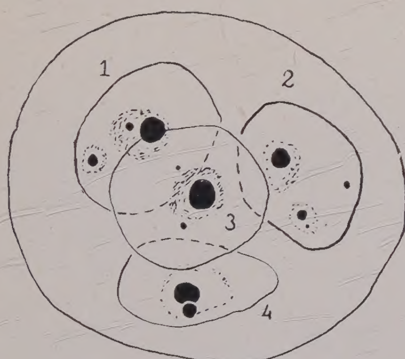
ESTAMPA I

Fig. *a* e *b*: Fotografias de duas tétradas, tiradas em dois planos diferentes. As setas indicam micrósporos, onde se vê com nitidez mais que um núcleo. Ampliação cêrca de 1.000 diâmetros.

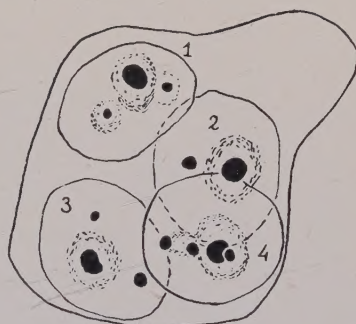
Fig. *c*, *d*, *e*, *f*: Os números 1, 2, 3 e 4 numeram os micrósporos em cada tétrada.—*c* e *d*—desenhos das duas tétradas fotografadas. Estas quatro tétradas foram convenientemente escolhidas para mostrar todos os tipos de micrósporos observados: casos normais—com os três nucléolos (*e* 1), com dois (*c* 4) e com um (*f* 2)—; casos anormais — com três nucléolos (*c* 1, 3; *d* 1, 3; e 2, 3; *f* 1, 3), com dois (*d* 2; e 4), com quatro (*c*, 2; *d* 4) e com mais de quatro (*f* 4)—.



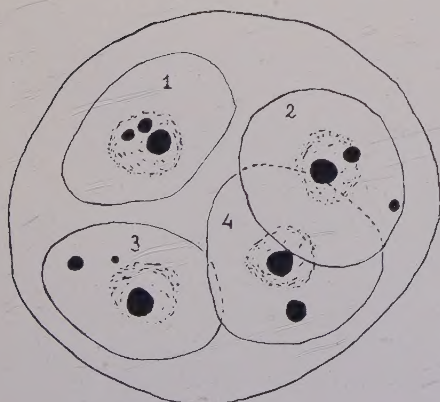
a *b*



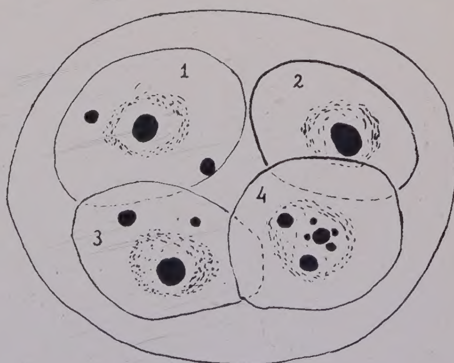
c



d



e



f

DUAS OSCILATORIÁCEAS INÉDITAS

por

JOAQUIM SAMPAIO

Naturalista do Instituto de Botânica «Dr. Gonçalo Sampaio»

Recebido para publicação em 22 de Dezembro de 1940.

1. **Microcoleus Sampaianus,** Samp. fil., sp. nov. (fig. 1-4) (1) — *Filis inter alias algas crescentibus, simplicibus, non valde elongatis, flexuosis; vaginis firmis vel omnino diffluentibus, hyalinis, apice apertis; trichomatibus multis intra vaginam, subparallelis vel subfuniformi-contortis (2-) 2,2-2,5 (-2,7) μ diam. ad dissepimenta constrictis, apice longe attenuatis; dissepimentis haud granulatis; cellulis cylindricis vel rarius subquadratis, diam. trichomatis 2-3-plo longioribus (2,5-) 4,5-7,5 (-9) μ longis; contentu granuloso; cellula apicali acutissime conica, haud capitata (5,5-12,5 μ long.), subarcuata vel rarius recta.*

Caminha: Argela, sôbre as pedras úmidas das paredes dum moínho (muitíssimo abundante), em mistura com grande quantidade de *Clorofíceas,* algumas *Croococáceas, Dichothrix gypsophyla,* Born. et Flah., *Scytonema mirabile,* Born., *Tolypothrix tenuis,* Schmidt. *Stigonema minutum,* Hass., *S. panniforme,* Born. et Flah. e *Leptothrix* (2).

---

(1) Espécie dedicada à memória de meu Pai, o insigne botânico e sábio professor da Universidade do Pôrto, Doutor GONÇALO SAMPAIO.

(2) Empregamos o termo *Leptothrix* sob o mesmo sentido que lhe atribue o reputado naturalista francês, Abade P. FRÉMY, de Saint-Lô: «*Leptothrix* est un genre créé par KÜTZING (Phyc. gen., p. 198, 1843) pour des Oscillariées à trichomes nus, non ou indistinctement articulées, et qui comprend en réalité divers genres d'Oscillariées, des Rivulariacées (*Amphithrix*) et des Bactériacées. Aussi le terme *Leptothrix* n'a-til plus de sens précis dans la systématique des Myxophycées; mais à cause de son imprécision même, il est excellent pour désigner des mélanges de petites Myxophycées filamenteuses mal caracterisées assez souvent associées à des Bactériacées. C'est avec ce sens que nous l'employons ici.» (FRÉMY, Myxophycées d'Afrique Équatoriale Française, p. 341, 1930).

Ponte-de-Lima: Moreira, lugar da Lameira, sôbre as pedras úmidas dum muro (muito abundante), em mistura com diversas *Clorofíceas* e *Croococáceas, Phormidium inundatum*, Kütz., *P. corium*, Gom., *P. autumnale*, Gom. e *Plectonema Nostocorum*, Born.

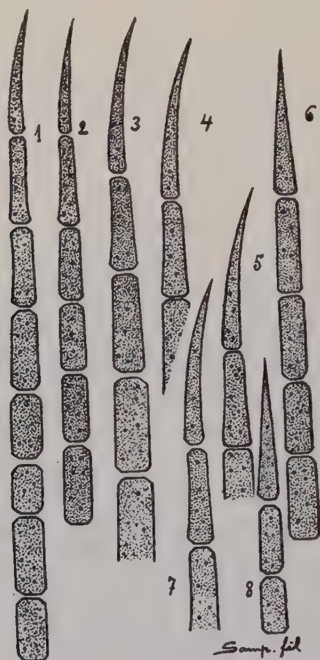


Fig. 1. — 1-8, *Microcoleus Sampaianus*, Samp. fil.
(Aspectos das extremidades de diversos tricomas)

Descobri, pela primeira vez, esta interessante Cianófita a 22 de Junho do ano corrente (1940), sôbre as pedras bastante úmidas das paredes dum moínho, na freguesia de Argela, do concelho de Caminha, vindo, depois, a 21 do mês seguinte, encontrá-la também no concelho de Ponte-de-Lima, sôbre as pedras úmidas dum muro, no lugar da Lameira, da freguesia de Moreira.

Parece tratar-se duma forma normalmente associada a outras Cianófitas e a diversas algas microscópicas. Os seus filamentos, dispersos, apresentam-se simples, não muito longos e flexuosos; as baínhas são hialinas, firmes até

totalmente difluentes; os tricomas apresentam-se mais ou menos numerosos em cada baínha, subparalelos ou subfuniformemente contorcidos, dum pálido-verde-erugíneo, em geral com 2,2-2,5 (raras vezes 2-2,7) μ de espessura, distintamente constrictos nas articulações, quási sempre longamente atenuados para as extremidades, ou seja, atenuados a partir da 4.ª, 3.ª ou, menos freqüentemente, da 2.ª célula apical; os dissepimentos não são granulosos; as células, num ou noutro ponto subquadradas, são, na maioria dos casos, 2-3 vezes mais longas do que largas; o protoplasma é granuloso; as duas células subapicais mostram uma leve e característica contração dorsal; a célula terminal, cujo comprimento varia entre 5,5-12,5 μ, apresenta-se sob a forma de cone muito alongado, direita ou levemente arqueada e desprovida de qualquer espessamento apical.

É esta planta, sem dúvida, extremamente afim do *Microcoleus sociatus*, W. & G. S. West, de que todavia se afasta, como espécie bem caracterizada, sobretudo, pelos tricomas quási sempre mais longamente atenuados (atenuados a partir da 4.ª, 3.ª ou 2.ª célula terminal) e de menor espessura, pela presença, aqui e acolá, de células subquadradas, pela contração das duas células subapicais, e, ainda, pela célula terminal mais pronunciadamente cónico-aguda, em geral levemente arqueada, como mostram as fig. 1-3.

Finalmente, observe-se que a nossa planta apresenta também um íntimo ar de analogia com o *Microcoleus tenerrimus*, Gom.; todavia as duas espécies possuem um *hábitat* inteiramente diferente, apresentando-se esta última, as mais das vezes, isolada de outras formas e sem que os seus tricomas passem de 1,5-2 μ de espessura, enquanto que o *M. Sampaianus* parece encontrar-se sempre associado a diversas Cianófitas e algas microscópicas e apresenta as duas células subapicais levemente constrictas na parte dorsal, possuindo, além disso, tricomas mais espêssos, com células, neste ou naquele ponto, mais longas.

2. **Oscillatoria lusitanica,** Samp. fil., sp. nov. (fig. 1-4)—*Trichomatibus aerugineo-viridibus, non valde elonga-*

tis, flexilibus, inferne rectis, superne irregulariter et laxe spiralibus et terebriformibus aut passim per totam longitudinem subrectis, ad genicula constrictis, 3,8-5 (vulg. 4,5-5) μ crassis, apice rectis neque attenuatis neque capitatis; articulis diametro trichomatis brevioribus aut longio-



Fig. 2. — 1-3, *Oscillatoria lusitanica*, Samp. fil.
(Aspectos das extremidades de três tricomas)

ribus, 2,5-8 (vulg. 3,5-7,5) μ longis, protoplasmate grosse granuloso farctis; dissepimentis non granulatis; cellula apicali plus minusve cylindraceo-conica aut obtuse conica (5-8 μ longis); calyptra nulla.

Alcácer do Sal: Santa Suzana, Jungei, na terra molhada, junto dum rêgo (muito abundante).

Foi esta curiosa Cianófita recolhida na localidade acima citada a 26 de Setembro do ano corrente (1940), pelo meu prezado amigo, sr. dr. CARLOS TEIXEIRA, ilustre natu-

ralista do Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico da Universidade do Pôrto.

A planta encontra-se associada com o *Phormidium uncinatum*, Gom., de modo a formar, com êste, uma camada ténue, extendida, mais ou menos ampla, dum negro-azulado bastante intenso. Examinada, porém, ao microscópio, apresenta os tricomas esverdeado-erugíneos, não muito longos, flexíveis, direitos na parte inferior e irregular e laxamente espiralado-terebriformes na parte superior, ou, mais raras vezes, simplesmente flexuosos em todo o comprimento, com 3,8-5 (vulg. 4,5-5) μ de espessura, distintamente constrictos nas articulações, não capitados e não atenuados para as extremidades, que são constantemente rectas; as células, que não raras vezes se apresentam quadradas, vão desde bastante mais curtas até muito mais longas que largas, variando o seu comprimento entre 2,5-8 (vulg. 3,5-7) μ; o protoplasma é grosseiramente granuloso; os dissepimentos só em casos sobremaneira raros se apresentam granulosos; a célula terminal é mais ou menos pronunciadamente cilíndrico-cónico-obtusa ou cónico-obtusa, com 5-8 μ de comprido, desprovida de caliptra ou de qualquer outro espessamento apical.

Apresenta esta planta ligeiras afinidades com a *Oscillatoria Boryana*, Bory, de que ràpidamente se distingue, quando mais não seja, pelos tricomas de menor espessura e de extremidades rectas, pela presença de células mais longas que largas, pelos dissepimentos quási sempre não granulosos, e, ainda, pela célula apical mais alongada e cilíndrico-cónico-obtusa ou cónico-obtusa, como mostram as figuras 1-3.

Finalmente, observe-se que as amostras que possuo desta *Oscillatoria* foram recolhidas, infelizmente, em muito pequena quantidade, ficando a planta, assim, mal representada nas colecções do nosso herbário.

S. Cosme do Vale (Famalicão) — Dezembro de 1940.

BREVES CONTRIBUÏÇÕES PARA O ESTUDO
DAS
DESMÍDIAS PORTUGUESAS

por

JOAQUIM SAMPAIO

Naturalista do Instituto de Botânica «Dr. Gonçalo Sampaio»

Recebido para publicação em 22 de Dezembro de 1940

FOLHEANDO, casualmente, os nossos cadernos de desenhos e apontamentos àcêrca das Desmídias portuguesas, aí fomos encontrar, esquecidos e inéditos, os breves materiais que servem para esta nota e que recolhemos em Ponte-de-Lima (Moreira) e na Póvoa de Lanhoso (Rendufinho e S. Gens de Calvos), respectivamente, em Setembro de 1924 e Agosto de 1927. Estranhamos que os não tivéssemos inserido já em alguma nossa publicação anterior, porém, não sabendo a que atribuír tal omissão, limitamo-nos a constatar o facto singelamente.

Gén. 1. **Netrium,** Itzigs & Roth.

1. **N. digitus,** Itzigs & Roth. — Póvoa de Lanhoso: Rendufinho, no ribeiro das Varzielas (muito freqüente). — Dim. de uma célula: 192,5 × 65 μ.

Gén. 2. **Closterium,** Nitz.

2. **C. Leibleinii,** Kütz. — Póvoa de Lanhoso: Rendufinho, no ribeiro das Varzielas (muito freqüente). — Dim. de uma célula: 185 × 25 μ.

3. **C. Ehrenbergii,** Menegh. — Póvoa de Lanhoso: Rendufinho, no ribeiro das Varzielas (freqüente). — Dim. de uma célula: 333 × 87,5 μ.

4. **C. lanceolatum,** Kütz. — Póvoa de Lanhoso: Rendufinho, no ribeiro das Varzielas (um exemplar). — Célula com 338 × 50 μ.

5. **C. pusilum,** Hantzsch., var. *monolithum*, Wittr. — Muito pequeno e relativamente grosso, pouco curvo e um quási nada constrito na parte média, levìssimamente atenuado para os ápices, que se apresentam truncado-arredondados; membrana incolor; pirenóides em número de dois por cada semicélula; vacúolos apicais com um único corpúsculo móvel. Dim. 45 × 9-10 μ. — Póvoa de Lanhoso: Renfudinho, no ribeiro das Varzielas (dois exemplares). — Células com 45 × 9 μ, condizendo-lhes perfeitamente a fig. 21, da estampa XX, de West & G. S. West, em «British Desmidiaceae», Vol. I.

Espécie nova para o inventário da flora portuguesa.

Gén. 3. **Euastrum,** Ehrenb.

6. **E. minianum,** Samp. fil. — Póvoa de Lanhoso: Rendufinho, no ribeiro das Varzielas (um exemplar). — Célula com 66 × 45 μ.

Gén. 4. **Cosmarium,** Corda

7. **C. Subcucumis,** Schmidle — Póvoa de Lanhoso: S. Gens de Calvos, na pôça do Alferes (um exemplar). — Célula com 65 × 45 μ.

8. **C. Limai,** Samp. fil., nov. sp. (fig. 1-3) — *Parvum, ovato-ellipticum, circiter dimidio longis quam latios, long. 30-37 μ, lat. 22,5-27,5 μ, medio modice constrictum, isthmo 12-14,5 μ, lato; semicellulis subsemiellipticis, in margine circ. 14-undulatis, apice rotundato-truncatis; a vertice visis ellipticis, medio utrinque inflatis, ad apices rotundato-subtruncatis; a latere subovatis, apice rotundato-truncatis; pyrenoidibus singulis; membrana distincte punctata.*

Ponte-de-Lima: Moreira, na fonte das Cruzes (leg. J. Sampaio, em Setembro de 1924). Muito abundante.

Trata-se, a nosso ver, de uma espécie muito distinta de qualquer das suas congéneres actualmente conhecidas.

Supondo-a, pois, inédita para a Ciência, temos o máximo prazer em dedicá-la ao sábio professor da Universidade do Pôrto e ilustre Director do Instituto de Botânica «Dr. Gonçalo Sampaio», sr. Dr. AMÉRICO PIRES DE LIMA, não só em testemunho de reconhecimento pelo muito que nos tem facilitado os nossos trabalhos, mas ainda em humilde homenagem ao seu elevado valor mental e carácter impoluto.

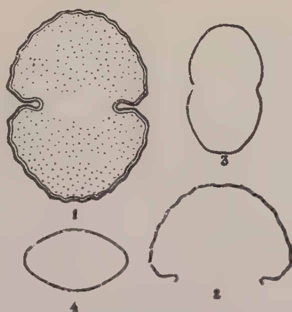


Fig.as 1-4. *Cosmarium Limai*, Samp. fil., nov. esp.: 1-2 célula vista de frente. — 3 célula vista de lado. — 4 célula vista de tôpo.

Gén. 5. **Staurastrum,** Meyen

9. **S. orbiculare,** Ralfs., var. *Ralfsii*, W. & G. S. West — Póvoa de Lanhoso: Rendufinho, no ribeiro das Varzielas (dois exemplares). — Células com 32,5 × 25-29 μ.

10. **S. punctulatum,** Bréb. — Póvoa de Lanhoso: Rendufinho, no ribeiro das Varzielas (muito freqüente). — Células com 27,5-29 × 23-25 μ.

S. Cosme do Vale (Famalicão) — Novembro de 1940.

CARIOCINESE E CROMONEMATA

(NOTA PRELIMINAR)

por

FLÁVIO RESENDE (1)

Recebido para publicação em 24 de Abril de 1941.

I

A-PESAR-DE há mais de 60 anos se terem iniciado os estudos de cariologia, há ainda hoje problemas fundamentais a resolver:

Sôbre o número de cromonemata existente em cada cromatídeo não há ainda unidade de vistas e muito menos acêrca do momento, ou da fase da cariocinese, em que o ou os cromonemata se dividem. Alguns autores afirmavam que o cromosoma continha apenas um cromonema (DARLINGTON e LA COUR, 1938 *et al.*), outros autores atribuiam-lhe dois (SAX e SAX, 1935, GATES e MENSINKAI, 1938 *et al.*) e outros quatro cromonemata (NEBEL e RUTLLE, 1936 *et al.*). DARLINGTON (1938) considera as observações da existência de mais de um cromonema devidas a artefactos provocados por fixadores contendo ácido acético.

Desde 1938, depois dos trabalhos de DARLINGTON, DARLINGTON e LA COUR, GEITLER e STRAUB, *só se podia considerar provada a existência de um cromonema em cada cromosoma* (2) *da ana- e telofase, não se excluindo a probabilidade de que êste fôsse fendido longitudinalmente* (comp. STRAUB, p. 82). Em todos os casos conhecidos até 1938, onde se pretende ver mais que um cromonema não se pode excluir a possibilidade de artefactos.

---

(1) Equiparado a bolseiro pelo I. A. C., Lisboa, actualmente em Berlim-Dahlem — K. W. I. für Biologie, Abt. v. WETTSTEIN.

(2) A palavra «cromosoma» designa o cromosoma em tôdas as fases da mitose. Cromatídeo uma metade do cromosoma em qualquer fase da mitose.

Em 1939 ABRAHAM, FERNANDES, KUWADA, MENSINKAI *et al.* afirmam de novo a existência de dois cromonemata em material dos géneros *Galtonia, Narcissus, Tradescantia* e *Trillium*. Comparando os resultados dêstes trabalhos com os dos trabalhos efectuados até 1938 acima referidos nota-se que também quási tôdas estas novas observações se não podem defender da crítica de DARLINGTON (v. a.). As figuras 7 *a-j* de FERNANDES e a figura 5 de KUWADA (p. 222) — fotografia de resultados de AISIMA não publicados — mostram porém, pela primeira vez na bibliografia, dois casos *onde indubitàvelmente se observam duas espirais na interfase e na anafase, cuja existência de modo nenhum pode ser atribuída a artefactos.*

No mesmo ano fornece também a minha observação de tétradas de cromómeros na SAT-zona, em metafase de *Trillium ovatum*, um *outro irrefutável argumento da existência de dois cromonemata em cada cromatídeo da metafase.*

Provada assim a existência de pelo menos dois cromonemata surge a seguinte pregunta: como se dispõem estes um em relação ao outro durante as diferentes fases da mitose?

Num trabalho anterior (1940, p. 512), atendendo ao aspecto da espiralização no «núcleo em repouso» e na «vélha-espiral-profase», concluí eu que os dois cromonemata se dispunham — normalmente — ìntimamente unidos, formando uma só espiral e que os casos de «relational coiling» observados na anafase (v. fig. VII, *l. m.*) se deveriam atribuir a artefactos. A separação dos cromonemata em duas espirais dar-se-ia na «relíquia-espiral-profase» quando *a espiral, devido à divisão dos cromonemata, começasse a conter 4 filamentos* (l. c., p. 512).

A fotografia de AISIMA (v. a.) levou-me a observar de novo tôdas as fases da mitose em *Encephalartus, Macrozamia, Aloe, Haworthia, Trillium, Vicia* e *Tradescantia* — N. Q. M., fixador 4 cm^3 de ácido ósmico a 2 % e 15 cm^3 de ácido crómico a 1 % — . A observação de grande quantidade dêste material de Gimnospérmicas, Monocotiledóneas e Dicotiledóneas mostra que da mesma maneira que na «nova-espiral-profase» e metafase, os dois cromatídeos se podem apresentar paralelos (*a*), entrelaçados («relational

coiling») (*b*) ou intimamente unidos (*c*) formando uma única espiral, *assim pode suceder também na anafase.*

Para se admitir como DARLINGTON um só cromonema tinham de se atribuir os aspectos *a* e *b* da anafase e o aspecto *c* da metafase a artefactos, isto é, havia que escolher precisamente como artefactos os aspectos que em cada fase não conviessem à hipótese!!

Atendendo a que *em várias fases da mitose* se podem observar os cromatídeos formando uma só espiral (*c*) ou formando duas espirais paralelas (*a*) ou entrelaçadas (*b*) surge de novo outra pregunta: a que é devida cada uma destas três disposições? A mesma mitose pode mostrar cromosomas com o aspecto *a*, outros com o aspecto *b* e outros com o aspecto *c*. Além disso no mesmo cromosoma e até no mesmo braço dum cromosoma encontrei pelo menos dois daqueles três aspectos.

Deixemos esta pregunta suspensa e analisemos agora outra questão.

* * *

Em que fase da mitose sucede o tão importante fenómeno da divisão dos cromonemata? A bibliografia recente refere freqüentes casos de endomitoses (comp. WULFF 1940), isto é, casos de divisão dos cromonemata sem cariocinese. Outros casos há em que pelo contrário os cromosomas se reduzem pelo facto de sofrerem cariocineses sem separação dos cromatídeos (WINKLER 1916, BERGER 1938, RESENDE em preparação (1)).

Estes factos mostram *que os dois processos, cariocinese e divisão dos cromonemata, são independentes.*

Não é condição necessária à divisão dos cromonemata a existência duma cariocinese e não é também necessária à realização da cariocinese a divisão dos cromonemata.

Perante estes factos perde o sentido a última pregunta formulada atrás (comp. também RESENDE 1940, p. 512).

Nenhuma fase da mitose estará ligada à divisão dos cromonemata. Não se deve tratar também de divisão mas sim, como já supõem muitos autores, de multiplicação,

(1) Estrutura dos cromosomas na II. D. Meiose.

isto é, os cromonemata terão como que um crescimento contínuo. Nos tecidos novos desenrolam-se cariocineses, que, *aproveitando êste crescimento*, multiplicam os núcleos. Noutros tecidos pode suceder que se não desenvolvam cariocineses, mas que a multiplicação, o crescimento dos cromonemata, prossiga porém, de maneira que a produção acidental de mitoses mostre graus, às vezes bem elevados, de poliplòidia (endomitoses (1)). Noutras regiões do organismo, em condições fisiológicas especiais, dá-se o contrário: *cariocineses não são acompanhadas do crescimento conveniente dos cromonemata e reduzem o número de cromosomas*. Por aqui se tem de concluir que o cromosoma no momento da separação anafásica tem, para que esta separação se dê normalmente, de ter atingido uma determinada «maturação», digamos assim, que nem deve ser ultrapassada nem diminuída ou atrazada para que se não dê ou multiplicação do número normal de cromosomas (polisomatia) ou redução cromática.

Esta «maturação» deve estar relacionada não só com o número de cromonemata do cromatídeo mas também com o «grau de maturação» dêsses cromonemata (grau de crescimento e talvez disposição da «kalimma» em relação aos cromonemata). Uma vez atingido pelo cromatídeo êste «estado de maturação» no começo da anafase a separação dos cromosomas é normal. Não é porém necessário que, em todos os casos de mitose normal, em cada uma das fases antecedentes ao começo da anafase, os cromosomas tenham atingido sempre o mesmo grau de progresso. Duns núcleos para outros, assim como duns cromosomas para outros, ou ainda no mesmo cromosoma pode, devido a certas circunstâncias, o progresso ou a «velocidade de amadurecimento» durante a mitose ser diferente, de maneira que na anafase, na telofase, no «núcleo em repouso», ou na «vélha-espiral-profase» os cromatídeos, em certos núcleos, ou dentro da mesma guarnição em certos cromosomas, ou dentro do mesmo cromosoma em certos pontos,

---

(1) Segundo o raciocínio desenvolvido nesta comunicação é imprópria a designação de «endomitose».

se encontrem já separados em duas espirais paralelas ou entrelaçadas, enquanto que noutros núcleos, noutros cromosomas, ou noutros pontos do mesmo cromosoma os cromatídeos ainda estejam ìntimamente unidos formando uma única espiral, devido ao seu maior atrazo de «crescimento». A separação dos cromatídeos em duas espirais estará relacionada com o crescimento, isto é, a multiplicação dos cromonemata. Assim, ao contrário da minha suposição anterior (1940, p. 512), *a separação dos cromatídeos em duas espirais visíveis pode dar-se em qualquer fase da mitose.* Se a razão desta separação fôr a mesma que eu então supuz (1940, p. 512) poderemos ter já na anafase 4 cromonemata (comp. pág. 22).

Enquanto se não puder seguir no vivo *o mesmo cromosoma durante tôdas as fases da mitose* e se não puder experimentalmente fazer com que êste na mesma fase ora mostre uma, ora duas espirais conforme se variem certas condições físicas ou químicas do núcleo, permanecerá de-certo a explicação dada acima a mais lógica resposta a dar à pregunta formulada e deixada em suspenso na p. 23.

II

Sem ligação directa com o até agora exposto quero comunicar muito sucintamente e também como nota preliminar alguns resultados obtidos em experiências que neste momento realizo sôbre a acção da temperatura nos cromosomas das plantas superiores.

É do conhecimento de todos os cariologistas que fixações, feitas em organismos submetidos pelo menos algumas horas a baixas temperaturas, facilitam a contagem dos cromosomas devido à contracção por estes experimentada pela acção da baixa temperatura.

Em material por enquanto só de *Vicia* e *Aloe* verifiquei que as duas temperaturas extremas, acima ou abaixo das quais já se não observam mitoses normais, *têm sôbre os cromosomas o mesmo efeito de contracção* (1).

(1) É de esperar que além de contracção as temperaturas elevadas produzam sôbre a estrutura dos cromosomas sempre idênticas modificações às que produzem as baixas temperaturas. O decorrer das experiências o demonstrará.

Se esta contracção é devida a modificações da espiralização, ou a uma contracção directa dos filamentos cromonemata resta ainda determinar.

Em todos os casos em que haja vantagem de produzir contracção dos cromosomas pode pois aplicar-se a acção de altas temperaturas (30-45°, conforme as plantas) em vez de baixas, bem mais difíceis de obter no laboratório.

DEUTSCHE ZUSAMMENFASSUNG

1. Über die Zahl der Chromonemata in dem Anaphase-Chromosom teilen sich die Meinungen. Nach DARLINGTON und GEITLER in dem Jahre 1938 wurden alle vorangehenden Beobachtungen von mehr als 1 Chromonema in der Anaphase überzeugenderweise auf Artefakte bzw. unzulängliche Interpretierung der Bilder zurückgeführt (s. S. 21).

2. Bereits 1939 wurde das Vorhandensein von 2 Spiralen in der Anaphase festgestellt, wodurch die Annahme von Artefakte durchaus und endgüldig ausgeschlossen wird (s. S. 22).

3. Die Frage nach dem Zeitpunkt bzw. der Mitosephase in der die Teilung der Chromonemata stattfindet wird als überflüssig hingestellt, denn Cariokinese und Chromonematateilung sind als zwei von einander unabhängige Prozesse aufzufassen (s. S. 23). Die Unabhängigkeit dieser beiden Prozesse wird für das gleichzeitige Auftreten von einer und zwei Spiralen in verschiedenen Phasen der Mitose (Anaphase-Metaphase) bei reichlichem Material von Gimnospermen, Monokotylen und Dycotylen zur Erklärung herangezogen (s. S. 25).

4. Durch die Einwirkung niederer und erhöhter Temperatur auf Pflanzen von *Aloe* und *Vicia* zeigte sich, dass es zwei Temperaturgrade gibt, unter und über denen keine normale Mitose mehr einsetzt, bei denen gleichfalls eine gleich starke Kontraction der Chromosomen ausgelöst wird (s. S. 25).

Dahlem, 30 de Março de 1941.

BIBLIOGRAFIA

ABRAHAM, A., 1939. *Ann. Bot.*, N. S., **3**, p. 545.
AISIMA, 1939. v. KUWADA.
BERGER, A., 1938. *Carnegie Inst. of Wash*, Publ. n.º 496.
DARLINGTON, C. D., 1938. *Nature*, **141**, London, p. 371.
DARLINGTON, C. D. e LA COUR, 1938. *Ann. Bot.*, N. S., **2**, p. 615.
FERNANDES, A., 1939. *Scientia Gen.*, **1**, Torino, p. 141.
GATES, R. R. e MENSINKAI, 1938. *Nature*, **141**, London, p. 607.
GEITLER, L., 1938. *Z. Zellforsch.*, **28**, p. 305.
KUWADA, I., 1939. *Cytologia*, **10**, p. 213.
MENSINKAI, W., 1939. *J. roy. microsc. Soc.*, 59, p. 82.
NEBEL, B. R. e RUTTLE, M. L., 1936. *Z. Zellforsch.*, **26**, p. 281.
RESENDE, F., 1939. *Nature*, **144**, London, p. 481.
—— 1940. *Chomosoma*, **1**, p. 486.
—— (em prep.).
SAX, H. J. e SAX, K., 1935. *J. Arnold arb.*, **16**.
STRAUB, J., 1938. *Z. f. Bot.*, **33**, p. 65.
WINKLER, H. 1916. *Z. f. Bot.*, p. 417.
WULFF, H. D., 1940. *Ber. d. deut. Bot. Ges.*, **58**, p. 400.

PORTULACAE SPECIES BRASILIENSES, VENEZUELENSES ET GUYANENSES

von

K. VON POELLNITZ

Recebido para publicação em 12 de Junho de 1941.

I. CONSPECTUS SPECIERUM

a. Folia opposita.

1. Semina costis concentricis instructa. Sine pilis axillaribus . . . . 5. *P. costata*.
—. Semina tuberculata. Pili axillares conspicui . . 21. *P. quadrifida*.

b. Folia alterna.

1. Folia et folia involucralia papillis ecoloratis instructa. Pili axillares numerosissimi, longi . . . . 12. *P. hirsutissima*.
—. Folia et folia involucralia glabra. . . . . 2.

2. Capsula distincte supra medium circumscissa . . . . 3.
—. Capsula medium vel infra medium circumscissa . . . . . . 6.

3. Pili axillares perpauci, brevissimi. Semina griseo-nigra, tuberculato-stellulata. Folia obovato-oblonga vel similia, plana. Sine tubere. . . . . 6. *P. denudata*.
—. Pili axillares plerumque pauci, raro subnumerosi, 1-4 mm. longi. Folia linearia vel similia, ad 3 1/2 mm. lata. Folia involucralia 3-6 mm. longa. Tepala 5-10 mm. longa, 2-5 mm. lata. Stamina 14-22. Semina obscuro-brunnea ad nigra, stellulis tuberculatis, raro etuberculatis ornata . . . . 18. *P. phaeosperma*.
—. Pili axillares numerosiores, saltem 3 mm. longi. Stamina 15-45. Semina grisea vel nigra . . . . 4.

NOTA: In *Portulacacearum* species sepala melius folia involucralia et petala melius tepala nominantur. In *Portulacae* speciebus folia frondosa florem vel flores circumdantia folia involucrum fingentia (pseudo-fôlhas involucrais) nominantur.

4. Semina grisea, stellulato-tuberculata. Folia late obovato-oblonga, oblongo-spathulata vel similia, 13-21 mm. longa. Radices subincrassatae . . . . 7. *P. diversifolia*.
—. Semina nigra vel griseo-nigra. Folia lanceolata, oblanceolata, oblongo--linearia, lanceolato-spathulata, 5-20 mm. longa . . . . 5.

5. Rhizoma globosum vel elongato-globosum, $^3/_4$-1 $^1/_2$ cm. latum. Lobi stigmatosi 4-5. Tuberculi seminum solum nonnunquam irregulariter stellulati . . . . 9. *P. Frieseana*.
—. Radices subincrassatae. Lobi stigmatosi 6-8. Tuberculi seminum regulariter stellulati . . . . 1. *P. brevioperculata*.
—. Radices subincrassatae. Lobi stigmatosi 5-7. Semina cellulis immersis ornata . . . . 16. *P. mucronata*.

6. Tuber oblongum, globosum vel napiforme, 1-3 cm. longum. Ad 10 cm. longum. Folia 3-13 mm. longa, 1-4 mm. lata. Stamina plus quam 20. Pili axillares numerosissimi, longi . . . 19. *P. Pilgeri*.
—. Sine tubere, sed radices interdum subincrassatae . . . . . . 7.

7. Semina immerso-vel tuberculato-stellulata vel tuberculata . . 9.
—. Superficies seminum alia. Pili axillares longi, numerosi . . . 8.

8. Semina nigra, striis sublongis, etuberculatis, radios interdum apice furcatos emittentibus ornata. Folia teretia, linearia vel similia, 4-9 mm. longa . . . . 26. *P. striata*.
—. Semina plumbeo-nigra, cellulis etuberculatis ornata. Folia plana, lanceolato-spathulata, 1-1 $^1/_2$ cm. longa . . 16. *P. mucronata*.

9. Pili axillares pauci . . . . 10.
—. Pilia axillares numerosiores ad numerosissimi . . . . . . 13.

10. Semina grisea, tuberculato-stellulata. Folia linearia vel similia, 6-18 mm. longa. Pili axillares ad 3 mm. longi. Stamina 20-25. Ad circiter 12 cm. longa . . . . 3. *P. cinerea*.
—. Semina griseo-subnigra, tuberculato-stellulata. Folia obovato-oblonga vel oblongo-cuneata, ad 22 mm. longa. Pili axillares vix ad 1 mm. longi, saepius absentes . . . . 6. *P. denudata*.
—. Semina nigra . . . . 11.

11. Folia teretia, linearia vel similia, 4-7 mm. longa, 1 mm. lata. Semina mucronato-tuberculata. Capsula infra medium circumscissa, 3 mm. longa. Stamina 10-12. Ad 9 cm. longa . . . . 27. *P. Ulei*.
(Cf. *P. pilosa*, planta plerumque longior staminibus numerosioribus).
—. Folia plana, 3-15 mm. lata . . . . 12.

12 Folia elliptica vel lanceolata, 1-4 cm. longa. Stamina 25-45. Tepala obovato-cordata, 6-12 mm. longa. Semina tuberculata, solum interdum tuberculato-stellulata . . . . 25. *P. simpliciuscula*.

—. Folia oblongo-cuneata vel spathulata, plerumque 1 ½ - 2 ½ cm. longa. Stamina 7-12. Tepala obovato-oblonga vel obovata, subemarginata, 6-8 mm. longa. Semina semper tuberculato-stellulata . . . . 17. *P. oleracea*.

13. Semina instructa tuberculis distincte stellulatis vel non stellulatis . 15.
—. Semina instructa stellulis immersis, non vel inconspicuissime tuberculatis . . . . 14.

14 Ad circiter 11 cm. longa. Lobi stigmatosi 8. Capsula 5 mm. longa, infra medium circumscissa. Stamina circiter 15 . 2. *P. Catharinae*.
—. Solum ad circiter 5 cm. longum. Lobi stigmatosi 5. Capsula 4 mm. longa, medio circumscissa. Stamina circ. 20 . 23. *P. Schenckii*.

15. Folia inferiora vel omnia (3-) 4-10 mm. lata . . . . 16.
—. Folia angustiora: . . . . 18.

16. Stamina 8-15. Folia oblongo- vel cuneato-spathulata, rubro-marginata. Folia involucralia 5-6 mm. longa, tepala aequantia vel quam tepala longiora . . . . 13. *P. marginata*.
—. Stamina plus quam 20 . . . . 17.

17. Pili axillares monnuli, breves. Folia involucralia 6-8 mm. longa. Tepala 6-12 mm. longa. . . . . . . 25. *P. simpliciuscula*.
—. Pili axillares numerosi, longi. Folia involucralia 4 mm. longa, quam tepala subbreviora . . . . 22. *P. saxi-sacchari*

18. Semina tuberculata . . . . 19.
—. Semina stellulato-tuberculata . . . . 22.

19 Folia involucralia 1 ½-2 mm. longa . . . . 20.
—. Folia involucralia 5-10 mm. longa . . . . 21.

20. Ad 7 ½ cm. longa. Lobi stigmatosi 3. Stamina 5-7. Folia 3-6 mm. longa. Semina nigra . . . . 24. *P. sedifolia*.
— Ad 15 cm. longa. Lobi stigmatosi 4. Stamina circiter 10. Folia 3-3 ½ mm. longa. Semina nigra vel griseo-nigra . . . . 4. *P. conico-operculata*.

21. Folia involucralia 10 mm. longa. Lobi stigmatosi 7. Capsula infra medium circumscissa. Tepala 15 mm. longa . . . . 29. *P. Werdermannii*.
—. Folia involucralia 5 mm. longa. Lobi stigmatosi 5. Capsula medio circumscissa. Tepala 7-10 mm. longa . . . . 8. *P. elatior*.

22. Tepala 15 mm. longa vel plerumque multo longiora . . . . 10. *P. grandiflora*.
—. Tepala conspicue breviora . . . . 23.

23. Folia involucralia ad 3 mm. longa . . . . 24.
— Folia involucralia longiora. Pili axillares numerosi . . . . 30.

24. Folia 3-3 $^1/_2$ mm. longa. Stamina circiter 10. Semina grisea vel griseo-nigra, tuberculis solum interdum brevissime radiantibus . . . . 4. *P. conico-operculata*.
—. Folia 3-6 mm. longa. Stamina 5-7. Semina nigra, tuberculis brevissime et irregulariter stellulatis . . . . 24. *P. sedifolia*.
—. Folia ad 25 mm. longa. Semina distincte tuberculato-stellulata, sed in *P. elatiore* subincerta . . . . 25.

25. Stamina 4-12, raro subnumerosiora . . . . 26.
—. Stamina 18 ad plus quam 20 . . . . 28.

26. Tepala oblongo-lanceolata, subobtusa, 3 mm. longa . . . . 15. *P. minutiflora*.
—. Tepala elliptica vel obovata, acuta vel obtusa. . . . . . 27.

27. Tepala acuta, elliptica. Folia lineari-oblonga . 11. *P. halimoides*.
—. Tepala obtusa, obovata vel obovato-oblonga. Folia linearia . . . . 11 a. *P. halimoides var. brasiliensis*.

28. Stamina 18-20. Pili axillares folia subaequantes. Capsula vix 2 mm. longa. Semina 1/3 mm. longa et lata . . . 14. *P. Milleri*.
—. Stamina numerosiora. Semina submajora. Capsula plerumque longior . . . . 29.

29. Pili axillares quam folia longiora. Tepala 7-10 mm. longa. Capsula medio circumscissa . . . . 8. *P. elatior*.
—. Pili axillares quam folia breviores. Tepala 4-6 mm. longa. Capsula infra medium circumscissa . . . . 20. *P. pilosa*.

30. Folia 3-4 cm. longa. Folia involucralia 5 mm. longa. Capsula medio circumscissa . . . . 8. *P. elatior*.
—. Folia ad 2$^1/_2$ cm. longa. Capsula infra medium circumscissa . . 31.

31. Folia involucralia plerumque 3-4 mm. longa. Stellulae seminum semper distinctae, multiradiantes . . . . 20 *P. pilosa*.
—. Folia involucralia 4 $^1/_2$-6 mm. longa. Stellulae seminum minus distinctae, saepe solum 3-radiantes . . . 28. *P. venezuelensis*.

II. BESCHREIBUNGEN VON 2 NEUEN ARTEN UND EINER NEUEN VARIETÄT.

1. **Portulaca brevioperculata** von Poellnitz spec. nov. — Differt *P. phaeosperma* Urb., cuius capsulae supra medium circumscissae sunt, staminibus multo numerosioribus, capsulis minoribus, pilis axillaribus plerumque plus quam 4 mm. longis, foliis solum interdum oblongo-linearibus et radicibus subnapiformibus, differt omnibus specie-

bus aliis subsimilibus capsulis supra medium circumscissis. — Sicher einjährig, niederliegend, nach oben aufsteigend, kräftig, verästelt, über 20 cm. lang; Stämmchen bis 5 mm. dick, mit bräunlicher Rinde; Wurzeln etwas rübig angeschwollen; untre Internodien durchschnittlich 5 mm. lang. Blätter wechselständig, lanzettlich, verkehrt-lanzettlich, seltener lineal-länglich, spitzlich bis stumpflich, am Grunde etwa 2 mm. stielartig verschmälert, beiderseits gewölbt, 1-2 cm. lang, 2-4 mm. breit. Achselhaare ziemlich zahlreich, 3-6 mm. lang, getrocknet bräunlich und kraus. Blüten zu mehreren endständig, rötlichgelb (Pittier), zwischen zahlreichen, 4-6 mm. langen Haaren; falsche Involukralblätter zu einigen, den Laubblättern ähnlich. Involukralblätter am Grunde verwachsen, eiförmig, etwas zugespitzt, stumpf, 1 mm. breiter als lang, 5-6 mm. lang. Tepalen 5, verkehrt-eilänglich, sicher stumpf, am Grunde verwachsen, 8 mm. lang, 3 mm. breit. Staubgefässe 35-45, Fäden hell, 3-4 mm. lang, Beutel etwa schmal-nierenförmig, oben stumpf, $^1/_2$-$^3/_4$ mm. lang, hellgelb. Griffel ziemlich hell, nach oben verdickt und rötlich, 3 mm. lang, Narben 6-8, zurückgebogen, $^1/_2$ so lang als der Griffel. Untrer Kapselteil 3-4 mm. lang, getrocknet 4-6 mm. breit, verkehrt-kegelig, oben weder mit Hautsaum noch umgebogen; Deckel gelblich, sehr stark gedrückt-schüsselförmig, stumpf, mit Griffelrest, 1-2 mm. lang. Samen schwarz, glänzend, mit recht regelmässigen, stumpf-gehöckerten Sternchen, $^1/_2$ mm. gross.

Venezuela: Zwischen Morón und El Sanchón, Carabobo, längs der Strasse auf Sand, Pittier 12208, Typus!, im Herbar Berlin-Dahlem.

2. **Portulaca costata** von Poellnitz spec. nov. — Differt omnibus speciebus adhuc descriptis seminibus costis concentricis ornata. — Kahl, vorliegende Stämmchen reichlich 10 cm. bis fast 20 cm. lang, mit kurzen Aesten, stielrund, niederliegend, mitunter an den Knoten wurzelnd; Aeste und Stämmchenspitze aufsteigend; Internodien unten am Stämmchen bis über 3 cm. lang, an den Aesten bedeutend kürzer. Blätter gegenständig, ohne

Achselhaare, lineal oder verkehrt-lanzettlichlineal, stumpf, stielrund, lang stielartig verschmälert, am äussersten Grunde verbreitert und halbstengelumfassend, 8-10 mm. lang, 1 - 2 $^1/_2$ mm. breit, der stielartige Teil und die Blattbasis getrocknet häutig. Blüten einzeln, endständig oder achselständig aus den Achseln der oberen Zweigblätter; auf einer 2-3 mm. langen Achse stehen 5 falsche Involukralblätter, die in ihrer Mitte eine sitzende Blüte, deren Hülle anscheinend leicht abfällt, tragen, Haare fehlen. Die 5 falschen Involukralblätter eilanzettlich, stumpf, mit breitem oder schmalem Hatsaum (Trocknungserscheinung?), getrocknet bräunlich, oben mit einem dunklen Fleck, 4-5 mm. lang. Involukralblätter ei-dreieckig, spitz, am Grunde verwachsen, 6 mm. lang, ebenso breit, derb, etwas ungleich. Tepalen 5, verkehrt-eilänglich, stumpf, am äussersten Grunde verwachsen, 12 mm. lang, 4 mm. breit, ihre Farbe unbekannt. Staubgefässe reichlich 20, Fäden dunkel, 2-3 mm. lang; Beutel hellgelb, ungefähr länglich, oben stumpf, unten ausgerandet, $^3/_4$ mm. lang. Griffel dunkel, 2 mm. lang, nach oben stark verdickt, Narben 8, zurückgebogen, 1 $^1/_2$ mm. lang. Untrer Kapselteil schüsselförmig, nach oben nur wenig verbreitert, häutig (!!), 1 mm. lang; Deckel glockig, stumpf, mit sehr kurzem Griffelrest, nicht derb, bräunlich, 3-4 mm. lang, 3 mm. breit. Samen rundlich-nierenförmig, seitlich zusammen gedrückt, $^3/_4$ mm. bis fast 1 mm. gross, dunkelgrauschwarz bis fast schwarz, etwas glänzend, mit in konzentrischen Reihen angeordneten, schon bei geringer Vergrösserung sichtbaren, in der Samenmitte undeutlichen oder fehlenden, deutlich hervortretenden, oben stumpfen Rippen; jede dieser Rippen besteht aus einem einzigem Stück oder zeigt eine, seltener 2 ganz schmale Unterbrechungen; ausserdem ist die gesamte Samenoberfläche mit winzigen Grübchen von unregelmässiger oder rundlicher Gestalt bedeckt.

Brasilien: Staat Rio de Janeiro, Cabo Frio, 1835, Riedel, Typus! — Zeigt wegen der Samenoberfläche zu keiner andren Art Beziehungen, auffallend ist nicht so sehr das Fehlen der Achselhaare als der häutige untre

Kapselteil und der nicht derbe Deckel. — Der Artnamen bezieht sich auf die gerippten Samen. Im Herbar Berlin--Dahlem.

3. *P. halimoides* var. **brasiliensis** von Poellnitz var. nov. — Folia siccata non decidua, linearia, non oblongo--linearia. Folia involucralia ovato-triangularia, acutiuscula, 3 mm. longa, 3-4 mm. lata. Tepala 5, obovata vel obovato--oblonga, obtusa, fortasse interdum brevissime mucronulata, 3 1/2-4 mm. longa, circ. 1 1/2 mm. lata. Semina ut in typo.

Brasilien: Staat Pernambuco, Floresta-Villa Bella, 5-600 m., III. 1932, Werdermann 2960, Typus! - Nordost - Bahia, Sandufer des Rio de Francisco, II. 1914, v. Lützelburg 756! — Im Herbar Berlin-Dahlem.

III. AUFZÄHLUNG DER ARTEN

Bem.: Meine Monographie in Fedde, Repert. XXXVII (1934) 240 wird abgekürzt mit v. P. Monogr.

Auf diese Arbeit beziehen sich auch die bei einigen Arten angeführten Ergänzungen der Beschreibung. Ich hoffe, dass es mir möglich gewesen ist, alle hier behandelten Arten einwandfrei festzulegen!

1. *P. brevioperculata* v. P., siehe oben.

2. *P. Catharinae* v. P. in Fedde, Repert. XLIX (1940) 211.

Brasilien: Staat Sta. Catharina, Strandsand der Itajahi-Mündung, XI. 1886, Schenck, Herb. Bras. 1055!.

3. *P. cinerae* v. P. in Fedde, Repert. XXXIII (1933) 158; v. P. Monogr. 291. — Ergänzungen: Untre Internodien etwa 5 mm. lang. Involukralblätter eiförmig, zugespitzt, stumpflich oder stumpf. Tepalen 3 mm. breit. Stamina 20-25. Kapseldeckel stumpf, mit Griffelrest, 3 mm. breit. Samensternchen rundlich, ihre Höckerchen kegelig-zylindrisch, verhältnismässig lang.

Venezuelanisch Guiana: Alta Gracia, I. 1902, Passarge et Selwyn 582!.

4. *P. conico-operculata* v. P. in Fedde, Repert. XXXIII (1933) 158; v. P. Monogr. 277 et in Repert. XLIX (1940) 255.

Brasilien: Serra do Mel, Rio Branco, Surumu, VIII. 1909, Ule 8118!

5. *P. costata* v. P., siehe oben.

6. *P. denudata* v. P. in Fedde, Repert. XXXIII (1933) 159; v. P. Monogr. 291. — Ergänzungen: Blätter 1-2 mm. lang gestielt. Achselhaare öfters fehlend, kaum bis 1 mm. lang. Falsche Involukralblätter länglich-lineal, gestielt, stumpflich, 8-12 mm. lang, 1 1/2-2 1/2 mm. breit. Involukralblätter fast dreieckig, spitz, am Grunde verwachsen, 5 mm. lang und breit. Tepalen 5, ihre Gestalt unbekannt, 6 mm. lang. Staubgefässe 15-18, Fäden 2 mm. bis knapp 3 mm. lang, rot; Beutel rundlich-länglich, oben stumpf, unten ausgerandet, hellgelb, 3/4 mm. lang. Griffel 2 mm. lang, nach oben verdickt, Narben 5, zurückgebogen, 2/3 so lang als der Griffel. Kapsel 4-5 mm. lang, sich in der Mitte oder unbedeutend darüber öffnend, unterer Teil oben mit breitem Hautrand, Deckel bräunlich, stumpf, ohne oder mit Griffelrest. Samen 1/2-1/3 mm. lang, Sternchen rundlich, ihre Höckerchen halbkugelig.

Venezuela: Porto Cabello, auf feuchtem Boden, VIII. 1899, Preuss 1477!

7. *P. diversifolia* v. P. in Fedde, Reppert. XXXIII (1933) 168, cf. LEGRAND in Physis XV (1939) 401, cum fig.- *P. Poellnitziana* Legrand. —

Brasilien: Ubi?, Sello o. Nr.!, 233!; San Lorenzo, Staat Rio Grande do Sul, 1877, v. Ihering 168a! Argentinien!, Uruguay!.

8. *P. elatior* Mart. ex Rohrb. in Mart. Fl. Brasil. XIV, 2 (1872) 302, t. 69; v. P. Monogr. 281. — Da ich die Samen nicht gesehen habe und deren Beschreibung vielleicht ungenau ist, erscheint die Art im Schlüssel an 2 Stellen.

Brasilien: Staat Bahia, Joazeiro, San Francisco--Fluss, Martius.

9. *P. Frieseana* v. P. in Fedde, Repert. XLVIII (1940) 117.

Brasilien: Staat Matto Grosso, Santa Anna da Chapada, X. 1902, Malme, Pl. Itin. Regnell. II, 1446!

10. *P. grandiflora* Hook. in Bot. Mag. LVI (1829) t. 2885; v. P. Monogr. 254 (hier die Synonyme). — Die Tepalen sind mindestens 15 mm. lang. Die Samen haben stets gehöckerte Sternchen.

Brasilien: Ubi?, Sello o. Nr.!, 3477!, 3480!; Cabo Frio, Staat Rio de Janeiro, auf Felsboden, X. 1899, Ule 4796!.

Argentinien!, Uruguay!, Bolivien!, Paraguay!

11. *P. halimoides* L., Sp. Pl. ed. II (1762) 639; v. P. Monogr. 292 (hier die Synonyme). — Ergänzung: Stengel mitunter an den Knoten wurzelnd, 5 bis über 20 cm. lang. Blätter 4-25 mm. lang, mit 1/2 mm. langem Stiel, 1 1/2-2 1/2 mm. breit, fast stielrund. Haare im Köpfchen sehr zahlreicht, 3-5 mm. lang. Involukralblätter so lang als breit, ei--dreieckig, spitz, 2-3 mm. lang. Tepalen 3-4 mm. lang, 1 1/2 mm. bis knapp 2 mm. breit. Staubgefässe sehr selten mehr als 12. Griffel 1 1/2-2 1/2 mm. lang, nach oben etwas verdickt, Narben 3/4-1 mm. lang. Kapsel 1 1/2-3 mm. lang, ebenso breit; Deckel stumpf, mit Griffelrest. Samenhöckerchen sehr niedrig, aber deutlich, stumpf, breiter als lang.

Venezuela: Amsterdam, Suringar 57!; Guanabay, Suringar 58!

Florida, alle westindischen Inseln! Mexico!, Mittelamerika.

var. *brasiliensis* v. P. siehe oben.

12. *P. hirsutissima* Camb. in St. Hil., Fl. Bras. merid. II (1829) 191, t. 114; v. P. Monogr. 282. — Ergänzungen: Die Papillen der Blätter und der Aussenseite der Involukralblätter sind farblos, sehr kurz, stumpf, steif. Blätter 5-12 mm. lang. Achelhaare äusserst zahlreich. Involukralblätter eiförmig-zugespitzt, sehr spitz, 6-8 mm. lang, 4-5 mm. breit. Tepalen 7-11 mm. lang, 4-5 mm. breit, verkehrt--eiförmig, stumpf, ausgerandet. Stamina 20-40, Fäden 4-5

mm. lang. Griffel 5-6 mm. lang, Narben 4-5, 2-3 mm. lang. Kapsel deutlich unterhalb der Mitte sich öffnend, 4 mm. lang, Deckel 3 mm. lang, dünn, grau- oder braungelb, glockig, stumpf, mit Griffelrest. Samen 1/2-1 mm. gross, grauschwarz (Ule 7015), schwarz oder schwarz und grau marmoriert (Werdermann 3155), matt bis stark glänzend (Mexia 5811), mit am Grunde unregelmässigen oder gestreckten, mitunter gebogenen, zuweilen etwas sternchenartigen, stumpf-gerundeten, aber deutlichen Höckerchen.

Brasilien: Ubi?, St. Hilaire!; 1893-4, Glaziou 20339!.— Prov. Bahia: San Salvator, Binnendünen, 5-30 m., IV. 1932, Werdermann 3155!; Maracás, IX. 1906, Ule 7015!, 7026!; am Rio das Juncas, Steilufer auf Sandstein, IV. 1924, v. Lützelburg 494!; Ubi? Blanchet! — Prov. Minas Geraes: Diamantina, St. Hilaire!, III. 1892, Schwacke 8318!; bei Diamantina, Abhang der Serra Grande, häufig in der Nähe eines Flüsschens auf Sand, («Ouro em Penca»), XII. 1931, Mexia 5811!

Uruguay!, Argentinien!

13. *P. marginata* H. B. K., Nov. Gen. et Sp. VI, (1823) 72; v. P. Monogr. 283 (hier die Synonyme).

Venezuela: Caracas, Humboldt; Insel Margarita und Federal Distr.

Brasilien: Ubi?, Bompani!

Bolivien, Argentinien, Uruguay!

14. *P. Milleri* Urban, Symb. Antill. V (1907) 344; v. P. Monogr. 281. — Ergänzungen: Achselhaare zahlreich, 7-10 mm. lang. Involukralblätter spitz, 3 mm. lang, 1 1/2 mm. breit. Tepalen 5, 4 mm. lang, 1 1/2 mm. breit. Stamina knapp 2 mm. lang. Narben reichlich 1 mm. lang. Kapseldeckel stumpf, mit Griffelrest, 1 1/2 mm. lang, 2 mm. breit. Samen mit niedrig und stumpf (!) gehöckerten Sternchen, reif sicher schwarz.

Venezuela: Insel Margarita, bei El Valle, VII. 1901, Miller et Johnston 11 p. p.!

15. *P. minutiflora* v. P. in Fedde, Repert. L (1941) 77. Brasilien: Rio de Janeiro, Glaziou 14858!

16. *P. mucronata* Hort. Vindeb. ex Link, Enum. Hort. Berol. II (1822) 2; v. P. Monogr. 274 (hier die Synonyme). — Ergänzungen: Blätter selten bis 3 cm. lang und bis 8 mm. breit. Involukralblätter ei-dreieckig, spitz oder sehr spitz, so breit als lang, 5-8 mm. lang. Tepalen 8-12 mm. lang, 4-6 mm. breit, gelb, rosa oder weiss und am Grunde dunkler. Stamina 25-35, Fäden ungleich lang, in kleineren Blüten etwa 3 mm., in grösseren 3-5 mm. lang, rot; Beutel länglich, unten ausgerandet, oben stumpf, 3/4 mm. lang. Griffel nach oben verdickt, in kleineren Blüten so lang als die Stamina, in grösseren diese 1-2 mm. überragend. Narben 5-7, 1/2-2/3 so lang als der Griffel, zurückgebogen, wie der Griffel rötlich. Kapsel bis 6 mm. lang, sich bei Sello 1151 oberhalb der Mitte öffnend.

Brasilien: Ubi?, St. Hilaire!. — Prov. Minas Geraes, Marianna, Sello 1151!, Schwacke 9002! — Prov. Rio de Janeiro; Restinga von Copiabana, I. 1887, Schenck, Herb. Bras. 6263!; Rio de Janeiro, Glaziou 8722!, 8723!, 10889!

Argentinien!, Paraguay!

17. *P. oleracea* L., Sp. Pl. (1753) 445; v. P. Monogr. 258. — In allen subtropischen und tropischen Ländern.

18. *P. phaeosperma* Urban, Symb. Antill. IV (1905) 233; v. P. Monogr. 273 (hier die Synonyme).

Festland von Venezuela: Porto Cabello, auf unfruchtbarem, trocknem Boden, VIII. 1899, Preuss 1574!

Süd-Florida, Florida-Keys, ? Yukatan, Westindien!

19. *P. Pilgeri* v. P. in Fedde, Repert. XLIX (1940) 212. Brasilien: Matto Grosso, Serradão bei Cuyebá, X. 1899, Pilger 810!

Uruguay!

20. *P. pilosa* L., Sp. Pl. (1753) 445; v. P. Monogr. 261 (hier die Synonyme).

Guiana: Cayenne, leg. ?!, am Seestrand, Rotberg 111!

Venezuela: Umgebung von Caracas, VIII. 1853, Gollmer!; Angostura, Moritz 525!; Prov. Carabobo, Hacienda Taborda, Weg zwischen Porto Cabello und Valencia, 20-100 m., X. 1919, Pittier 8634!

Brasilien: Staat Rio de Janeiro, am Strand, VIII. 1887, De Moura 679!; Strandfelsen am Zuckerhut, 1887, Schenck, Herb. Bras. 3079!. — Staat Bahia: Bahia, 1842, Gollmer 251!. — Staat Piauhy: Felsen der Serra Branca, I. 1907, Ule 7172!

USA.!, Westindien!, Mittelamerika!, Bolivien!, Colombien!, Peru!

21. *P. quadrifida* L. Mant. I (1767) 73; v. P. Monogr. 275.

Brit. Guiana: An der Küste, VI. 1887, Jenman 5311!

Afrika!, Asien!, Westindien!

22. *P. saxi-sacchari* v. P. in Fedde, Repert. XLIX (1940) 210.

Brasilien: Rio de Janeiro, Strandfelsen am Zuckerhut, III. 1887, Schenck, Herb. Bras. 3078!

23. *P. Schenckii* (sphalm. *Schenkii*) v. P. in Fedde, Repert. XLIX (1940) 213. — Involukralblätter etwas zugespitzt. Griffel nach oben etwas verdickt, 1 1/2 mm. lang, so lang als die 5 zurückgebogenen Narben.

Brasilien: Staat Rio de Janeiro, Restinga von Copacabana, auf Sand, I. 1887, Schenck, Herb. Bras. 2262!.

24. *P. sedifolia* N. E. Br. in Trans. Linn. Soc. Lond. Bot. Ser. 2, VI (1901) 19; v. P. Monogr. 272. — Ergänzungen: Untre Internodien 4 mm. lang, obere äusserst kurz. Tepalen 5, weisslich, 3-3 1/2 mm. lang. Stamina 5-7, Fäden 1 1/2-2 mm. lang, Beutel nierenförmig, stumpf, 1/2 mm. gross. Griffel 2 mm. lang, nach oben nicht verdickt. Kapseldeckel bräunlich, glockig, mit Griffelrest, mit winzigem Knöpfchen, 1 1/2 mm. lang, ebenso breit, 2-3 mal so lang

als der untre Kapselteil. Samen mit stumpfen, am Grunde ganz unregelmässig sternchenartigen Höckerchen.

Brit. Guiana: Roraima, Ireng-Tal, Mc. Connell et Quelch 237.

Venezuel. Guiana: Santa Rosalia, auf Felsen, II. 1902, Passarge et Selwyn 640!.

25. *P. simpliciuscula* Mart. ex Rohrb. in Mart., Fl. Bras. XIV, 2 (1872) 301, t. 68; v. P. Monogr. 283.

Brasilien: Am Fluss San Francisco, bei Joazeira, auf Sand, Martius.

Bolivien, Paraguay, Argentinien!

26. *P. striata* v. P. in Fedde, Repert, XXXIII (1933) 163; v. P. Monogr. 270. — Ergänzungen: Untre Internodien etwa 1/2 cm. lang. Blätter 4-9 mm. lang. Achselhaare etwa so lang als die Blätter. Falsche Involukralblätter wie die Laubblätter gestaltet, spitz oder stumpf, 9 mm. lang. Involukralblätter 5-6 mm. lang, 6 mm. breit, eins spitzlich, das andre mehr stumpflich und mit Spitzchen. Tepalen 5, ei-länglich, ihre Spitze unbekannt, 6-7 mm. lang, 2 1/2 mm. breit. Stamina ungefähr 30, Fäden 3-4 mm. lang, Beutel länglich, oben stumpf, unten ausgerandet, 1 mm. ang. Griffel 2 mm. lang, nach oben verdickt, so lang als die 6-7 zurückgebogenen Narben. Kapsel 4-5 mm. lang, stumpf, mit Griffelrest. Samen 1 3 mm. gross, mit kaum oder besser nicht hervortretenden, langgestreckten, auf beiden Seiten mit nach ihrer Spitze zu mitunter gegabelten Auszweigungen versehenen Gebilden.

Brasilien: Staat Sta. Catharina, Itajahi-Mündung, XI. 1886, Schenck, Herb. Bras. 1055!

27. *P. Ulei* v. P. in Fedde, Repert. L (1941) 78.

Brasilien: Staat Rio de Janeiro, Küstenfelsen bei Copacabana, III. 1896, Ule 3976!

28. *P. venezuelensis* Urban, Symb. Antill. V (1907) 344; v. P. Monogr. 270. — *P. catingaensis* v. P.

Venezuela: Cabo Blanco, VI. 1917, Curran et Hamann 946!; Ponte Mulete, Caracas, am Strand und

in den Bergen, VIII. 1852, Gollmer!; Insel Margarita, Porlamar, VII. 1901, Miller et Johnston 11 p. p.!

Brasilien: Staat Pernambuco, Algodões westl. Pesqueira, Catinga, II. 1932, Werdermann 2837!; Floresta-Villa Blanca, Werdermann!. — Staat Piauhy, Cachoeira Roberto, Catinga, v. Lützelburg 1500!. — Staat Sta. Catharina, Sta. Isabel, Spruce 1852!. — Staat Parahyba do Norte, Seridó, Serra Borborema, nur zur Regenzeit, v. Lützelburg 12464!

Westindien!

29. *P. Werdermannii* v. P. in Fedde, Repert. XXXIII (1933) 164; v. P. Monogr. 287.

Brasilien: Staat Bahia, Serra d'Espinhaço, bei Morro Chapero, IV. 1932, Werdermann 3374!.

SUR L'ORIGINE DES FORMES DE *NARCISSUS BULBOCODIUM* L. À 26 CHROMOSOMES

par

A. FERNANDES ET J. BARROS NEVES *
Institut Botanique de l'Université de Coimbra

Reçu le 25 Juillet, 1941.

INTRODUCTION

DANS un travail antérieur, FERNANDES (1933) a rapporté l'existence au Portugal de populations de *Narcissus Bulbocodium* L. pourvues de 26 chromosomes somatiques (Mira d'Aire et S. Martinho do Pôrto). Étant donné que la garniture des formes diploïdes de cette espèce ne comportait que des chromosomes des types Lp, lm, PP et Pp (voir FERNANDES, 1931, 1934) et que celle des formes à $2n = 26$ possédait une paire presque isobrachiale LL (désignée dans le présent travail par le symbole Ll), la suggestion a été alors faite que ces dernières plantes auraient été engendrées à partir d'une forme tétraploïde au moyen de la fusion, bout-à-bout, de quatre chromosomes Lp.

Cette suggestion semblait être vraisemblable en 1933, puisqu'on ne possédait pas, à cette époque, les données qui ont été ultérieurement acquises sur le comportement et l'individualité du centromère. D'après ces données, il est à présent clair que si les chromosomes Ll avaient été engendrés par la soudure mentionnée, ils devraient posséder deux centromères et, pour cette raison, présenter une conduite particulière pendant les divisions. Cependant, l'observation a montré que ces chromosomes ne possédaient qu'une seule constriction primaire, ce qui met en évidence que leur origine ne peut pas être celle qui avait été suggérée.

---

* Boursier de l'« Instituto para a Alta Cultura ».

En poursuivant nos récoltes de *N. Bulbocodium* au Portugal, nous avons rencontré d'autres populations à 2n = 26 dont l'étude nous a permis d'éclaircir les processus qui ont conduit à la diminution du nombre des centromères et à la formation des chromosomes Ll, C'est-à-dire à la différenciation des formes à 26 chromosomes. Nous exposerons donc ici les faits qui nous ont amenés à résoudre ce problème.

Un examen attentif nous a révélé que, en dehors de l'apparition des chromosomes Ll, la garniture des formes à 2n = 26 présentait encore d'autres différences par rapport à celle des tétraploïdes. Ces faits montrent que des processus amenant à la différenciation des garnitures réunies dans les tétraploïdes sont à travailler dans la nature. Est-ce que ces processus pourront conduire à une différenciation telle des garnitures que les formes résultantes puissent se comporter comme des diploïdes, formant presque exclusivement des bivalents au cours de la méiose? Nous essayons aussi de donner une réponse à cette question.

Finalement, nous exposerons dans ce travail les résultats de nos recherches concernant la taxonomie, l'écologie et la répartition géographique des formes à 2n = 26.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Nos observations ont porté sur des plantes provenant des localités suivantes:

1) Vimeiro — Alcobaça
2) Redinha — Pombal
3) Chiqueda — Alcobaça
4) S. Martinho do Pôrto
5) Pinhal do Valado — Nazaré
6) Foz do Arelho
7) Mira d'Aire (Ventas do Diabo) — Pôrto de Moz
8) Tapada da Ajuda — Lisboa
9) Parede — Cascais

10) Raposeira — Lagos
11) Pontal — Faro (1).

Les bulbes, cultivés en pots au Jardin Botanique, ont fourni des méristèmes radiculaires et des anthères, matériel qui nous avons employé dans nos observations.

Les préparations des méristèmes radiculaires, faites dans le but d'établir les nombres et d'étudier la morphologie des chromosomes, ont été obtenues en pratiquant la fixation aux liquides de Navachine et de La Cour 2 BE. Les coupes, transversales et longitudinales, d'une épaisseur variable selon les nombres chromosomiques, ont été colorées par l'emploi exclusif du violet de gentiane, selon la technique décrite par LA COUR (1931, 1937).

Pour établir le nombre primaire des nucléoles (HEITZ, 1931) — nombre des nucléoles aux premiers stades de la télophase —, nous avons employé, avec les meilleurs résultats, les techniques indiquées par HEITZ (1931), BHADURI (1938) et SEMMENS et BHADURI (1939). Comme fixateurs, nous avons utilisé le Flemming-Benda dans le premier cas et soit le Navachine, soit le chromo-formol de Lewitsky dans les deux autres.

L'étude de la méiose dans les cellules-mères des grains de pollen a été faite sur des préparations de deux types:

a) Préparations obtenues par la dissociation soit d'anthères vivantes, soit d'anthères préalablement fixées à l'alcool-acétique (3 parties d'alcool absolu: 1 partie d'acide acétique cristallisable) dans une goutte de carmin-acétique et rendues permanentes par l'emploi de la technique décrite par LA COUR (1937);

b) Préparations permanentes, obtenues par fixation au La Cour 2BE et colorées au violet de gentiane.

---

(1) Nous remercions chaleureusement M. l'Ing. J. VIEIRA NATIVIDADE, Directeur de la «Estação de Experimentação do Sobreiro», à qui nous devons l'opportunité de pouvoir recueillir les plantes des environs d'Alcobaça.

MM. WERNER ROTHMALER et A. PINTO DA SILVA nous ont envoyé les plantes de Parede (Cascais) et Raposeira (Lagos); M. le Prof. J. DE CARVALHO E VASCONCELOS celles de Tapada da Ajuda (Lisboa); et M. le DR. F. A. MENDONÇA celles de Pontal (Faro). À tous ces collègues nous exprimons ici nos vifs remerciements pour l'aide qu'ils nous ont apportée.

La première division des noyaux des grains de pollen a été étudiée sur des préparations obtenues par l'emploi de la technique du carmin-acétique.

Dans l'explication des figures, nous employerons les abréviations suivantes: N., fixateur de Navachine; 2BE, fixateur 2BE de La Cour; V. G., violet de gentiane; C. A., carmin-acétique.

Pour faire l'étude des sols, nous avons suivi la technique suivante: — 500 grs. environ de terre étaient pris dans la rhizosphère des plantes, enveloppés de papier célophane, mis dans des petits sacs et transportés au Laboratoire.

On étudiait ensuite ses caractères physiques et chimiques et on effectuait la mensuration du pH. Pour obtenir cette dernière donnée, nous avons opéré de la façon suivante: — On ajoutait à 72 grs. de sol 180 cc. d'eau bidistillée neutre et on laissait en macération pendant 24 heures. Le liquide, séparé par décantation, était ensuite centrifugé à une vitesse de 3.500 rotations par minute. Après décantation, le liquide résultant était utilisé pour faire la mensuration du pH, en employant la méthode électrométrique (1).

OBSERVATIONS

1. *Les plantes de Vimeiro*

Ces plantes sont des diploïdes et leur garniture est constituée par les types chromosomiques suivants (fig. 1 *a*):

1. Une paire Lp ayant la branche courte plus longue que celle des autres chromosomes du même type (Lp_1);
2. Une paire Lp à branche p moins longue que celle

(1) À l'exception de celle du sol de Tapada da Ajuda, toutes les mensurations ont été effectuées au Laboratoire de Chimie de l'Université de Coimbra par l' Assistant M. le DR. F. PINTO COELHO. Au Directeur de ce Laboratoire, M. le PROF. DR. R. COUCEIRO DA COSTA, et à M. le DR. F. PINTO COELHO nous exprimons ici notre vive reconnaissance pour l'aide si importante qu'ils nous ont apportée.

de la paire précédente; un satellite assez petit se trouve à l'extrémité distale de la branche L, qui possède aussi une constriction acinétique non-nucléolaire sub-médiane ('Lp_2);

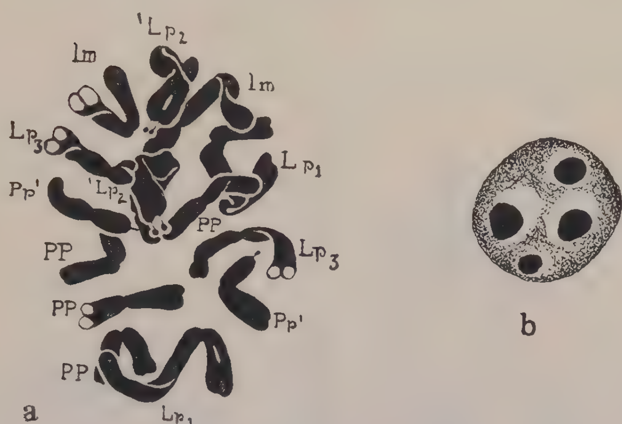


Fig. 1.— *N. Bulbocodium* L. de Vimeiro. *a*, Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire; les chromosomes sont désignés par les symboles respectifs. × 2.750. *b*, Noyau quiescent montrant 4 nucléoles. N.-V. G. × 1.800.

3. Une paire Lp ayant la branche p encore moins longue; la branche L est munie, comme dans la paire précédente, d'une constriction acinétique non-nucléolaire, assez prononcée, sub-médiane (Lp_3);
4. Une paire lm (lm);
5. Deux paires PP (PP);
6. Une paire Pp' (Pp').

L'idiogramme peut donc être exprimé par la formule:

$$2n = 14 = 2\ Lp_1 + 2\ 'Lp_2 + 2\ Lp_3 + 2\ lm + 4\ PP + 2\ Pp'$$

Comme cette formule le montre, il y a quatre satellites, qui étaient assez petits chez les plantes étudiées. En accord avec cette observation, nous avons constaté que le nombre maximum des nucléoles était aussi de quatre (fig. 1*b*).

Dans un travail antérieur, FERNANDES (1936) a mis en évidence qu'il y a des formes diploïdes chez lesquelles

seule la paire Pp est satellitifère (population de Bobadela). L'étude d'une autre population diploïde des Environs de Coimbra (Pinhal de Marrocos) nous a montré qu'elle était composée par des plantes possédant quatre satellites attachés aux extrémités distales des branches L d'autant de chromosomes Lp (fig. 2 *a*); le nombre maximum des nucléoles était aussi de quatre (fig. 2 *b*).

Étant donnée l'existence de ces deux types de constitutions satellitifères, des formes comme celles de Vimeiro pourraient être des ségrégats d'un croisement entre des formes du premier et du deuxième type.

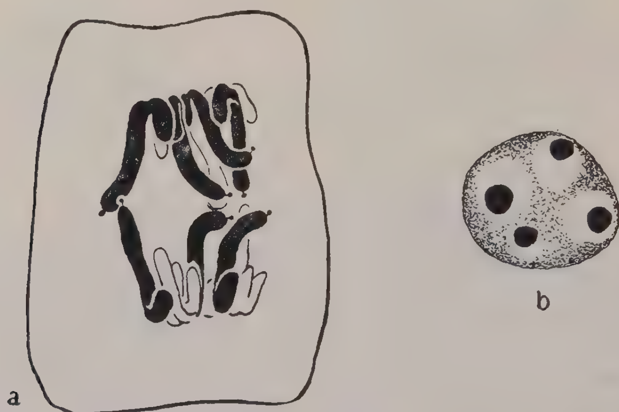


Fig. 2. — *N. Bulbocodium* L. de Pinhal de Marrocos. *a*, Anaphase montrant 4 satellites aux extrémités distales des branches L d'autant de chromosomes Lp. *b*, Noyau quiescent à 4 nucléoles. N.-V. G. × 1.800.

Ces faits montrent donc qu'il y a chez les formes diploïdes de *N. Bulbocodium* un certain polymorphisme concernant le nombre et la position des satellites. Nous avons constaté (figs. 1 et 2) que le nombre des nucléoles était toujours en rapport avec celui des satellites (HEITZ, 1931; RESENDE, 1936, 1937, 1938, 1940).

Les diacinèses ont montré 7 bivalents, dont 4 longs, correspondant aux paires Lp_1, $'Lp_2$, Lp_3 et lm, et 3 plus courts, correspondant aux paires PP et Pp. Ces mêmes nombres ont été aussi trouvés à la métaphase (fig. 3). À ce stade, la forme des bivalents varie, comme il est évi-

dent, selon le nombre et la position des chiasmata. La figure 3 montre quelques-unes des conformations observées. Les petits bivalents se comportent d'une façon presque uniforme: ils se présentent comme des anneaux à deux chiasmata terminaux. Assez rarement, ils présentent un seul chiasma terminal (fig. 3 *d*).

Tandis que les petits bivalents terminalisent complè-



Fig. 3. — *N. Bulbocodium* L. de Vimeiro. *a-d*, Les 7 bivalents de 4 métaphases dessinés séparément. C. A. × 1.350.

tement à la métaphase, le même n'arrive pas aux longs qui présentent assez souvent des chiasmata intersticiels (voir le Tableau I qui met en évidence le comportement des bivalents pris ensemble et celui des deux catégories — longs et courts — pris séparément).

Tableau I

Fréquence et distribution des chiasmata à la métaphase I chez les plantes de Vimeiro

Nombre de métaphases	Nombre total de bivalents	Nombre total de chiasmata	Nombre total de chiasmata intersticiels	Nombre total de chiasmata terminaux	Nombre moyen de chiasmata par bivalent	Nombre moyen de chiasmata intersticiels par bivalent	Nombre moyen de chiasmata terminaux par bivalent	Coefficient de terminalisation
Bivalents pris ensemble								
18	126	232	69	163	1,84	0,53	1,29	0,7
Bivalents longs (Lp 1, 'Lp 2, Lp 3 et lm)								
18	72	125	69	56	1,73	0,96	0,77	0,44
Bivalents courts (2 PP et 1 Pp)								
18	54	107	0	107	1,98	0	1,98	1

Plus souvent, la disjonction anaphasique a lieu d'une façon normale. Quelquefois, cependant, nous avons trouvé

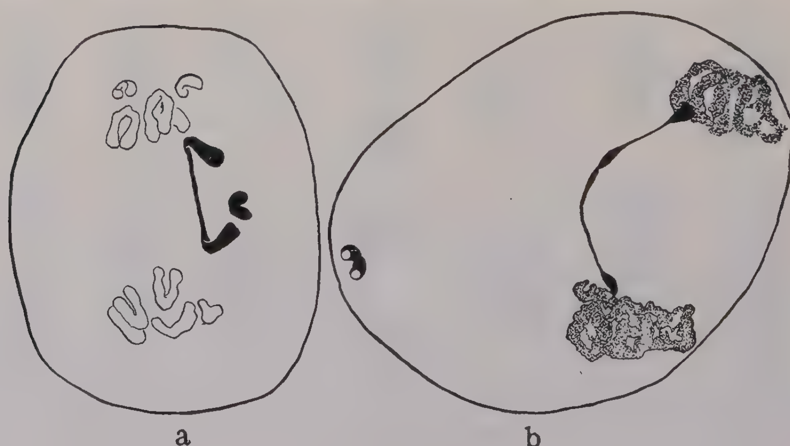


Fig. 4. — *N. Bulbocodium* L. de Vimeiro.
Ponts à l'anaphase I accompagnés de longs fragments acinétiques.
C. A. × 1.380.

des ponts s'accompagnant de fragments acinétiques (fig. 4 *a*, *b*), images qui, comme on le sait, traduisent l'existence

d'inversions. Les ponts et les fragments étaient longs, ce qui montre que les formations dicentriques ont été engendrées par de longs chromosomes.

En dehors de ces anomalies, la méiose a lieu d'une façon régulière et, pour cette raison, presque tous les grains de pollen sont bien conformés (93,5 %) et les plantes offrent une fertilité normale.

2. *Les plantes de Redinha*

La plante de cette localité qui a fourni les méristèmes radiculaires possédait 28 chromosomes dont la morphologie est représentée par la formule suivante (fig. 5 *a*):

$$2\,n = 28 = 4\ Lp_1 + 4\ Lp_2 + 4\ Lp_3 + 4\,lm + 8\ PP + 4\ Pp'$$

On voit donc que cet idiogramme correspond exactement à la duplication d'une garniture semblable à celle

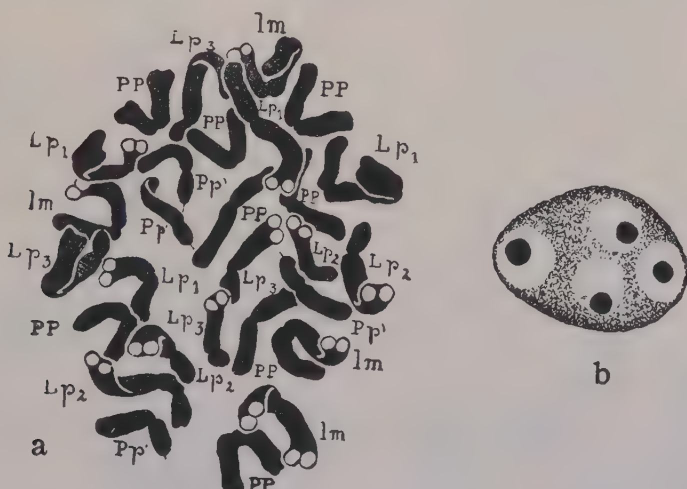


Fig. 5. — *N. Bulbocodium* L. de Redinha. *a*, Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire; les chromosomes sont indiqués par les symboles respectifs. × 2.750. *b*, Noyau quiescent à 4 nucléoles. N.-V. G. × 1.800.

trouvée chez les plantes de la population de Bobadela (FERNANDES, 1936), vu que les satellites sont seulement portés



Fig. 6. — *N. Bulbocodium* L. de Redinha. *a-f*, Diacinèses. Explication dans le Tableau II. La fig. *e* montre un tétravalent PP et un autre des chromosomes nucléolaires. La fig. *f* montre deux tétravalents PP; remarquer l'existence de deux nucléoles à chacun desquels un bivalent est attaché. 2 BE-V. G. × 1.800.

par les chromosomes Pp. Ces satellites sont assez petits (le plus souvent nous n'avons observé que de minces filaments) et nous n'avons réussi à rencontrer qu'une plaque somatique montrant tous les quatre éléments. À la métaphase de la première division des grains de pollen, nous avons trouvé, comme les observations faites dans les racines le laissaient prévoir, deux chromosomes Pp' (fig. 13 *b*). En accord avec le nombre des satellites, nous avons constaté que le nombre maximum des nucléoles à la diplophase était de quatre (fig. 5 *b*). Ces chromosomes satellitifères sont nucléolaires, puisque nous avons constaté qu'à la diacinèse deux bivalents Pp' étaient attachés au nucléole unique (fig. 7 *b*), ou que chacun d'eux était attaché à son nucléole (figs. 6 *f* et 7 *e*).

La méiose nous a montré les particularités qu'on trouve d'habitude chez les autotétraploïdes qui forment des tétravalents. L'analyse de 73 diacinèses nous a montré les résultats rassemblés dans le Tableau II, qui mentionne les types d'association trouvés bien que leur fréquence.

Tableau II

Types d'association trouvés à la diacinèse chez les plantes de Redinha

Types d'association	14_{II} (fig. 6*a*)	$1_{IV}\,G + 12_{II}$ (fig. 6*b*)	$1_{IV}\,p + 12_{II}$ (fig. 6*c*)	$2_{IV}\,G + 10_{II}$ (fig. 6*d*)	$2_{IV}\,p + 10_{II}$ (figs. 6*e, f*)	$1_{IV}\,G + 1_{IV}\,p + 10_{II}$ (figs. 7*a, b*)	$2_{IV}\,G + 1_{IV}\,p + 8_{II}$ (fig. 7*c*)	$1_{IV}\,G + 2_{IV}\,p + 8_{II}$ (figs. 7*d, e*)	$2_{IV}\,G + 2_{IV}\,p + 6_{II}$ (fig. 7*f*)
Nombre des cas trouvés	27	6	17	1	9	6	1	4	2
Pourcentage	36,9	8,2	23,2	1,3	12,3	8,2	1,3	5,4	2,7

G désigne les chromosomes longs (types Lp et lm); p désigne les chromosomes courts (types PP et Pp).

L'examen de ce Tableau montre que les 73 figures étudiées comportaient 24 tétravalents des chromosomes longs (G) et 54 des chromosomes PP et Pp (p). De

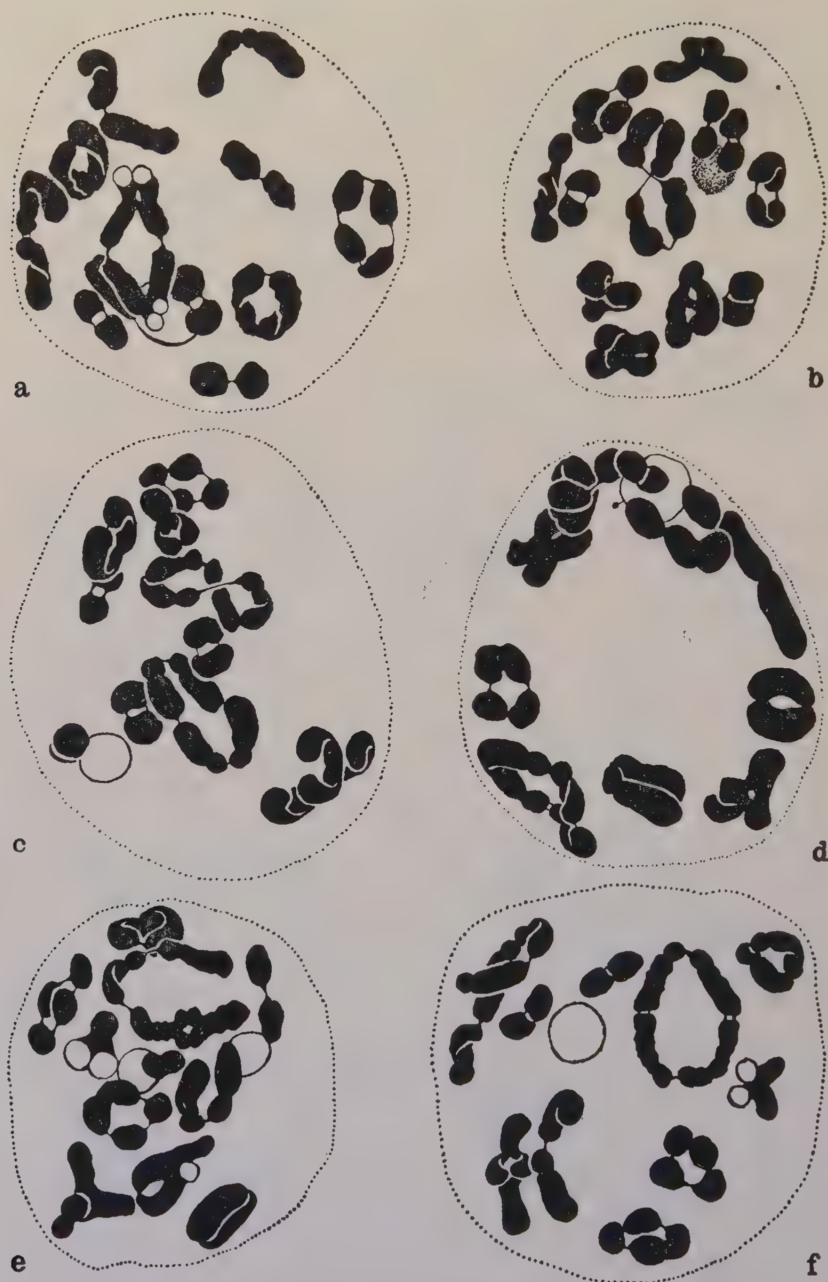


Fig. 7. — *N. Bulbocodium* L. de Redinha. *a-f*, Diacinèses. Explication dans le Tableau II. 2 BE-V. G. × 1.800.

cette façon, la fréquence des tétravalents du dernier type est, en opposition à ce qui était à prévoir, presque double de celle du premier. Ce fait pourra peut-être s'expliquer en supposant que, à cause de leur taille moyenne, les chromosomes PP et Pp réalisent plus facilement leurs mouvements que les chromosomes des types longs. Cette discordance pourrait aussi être attribuée au fait que les chromosomes PP et Pp possèdent, relativement à leur longueur, une fréquence de chiasmata supérieure à celle des longs chromosomes.

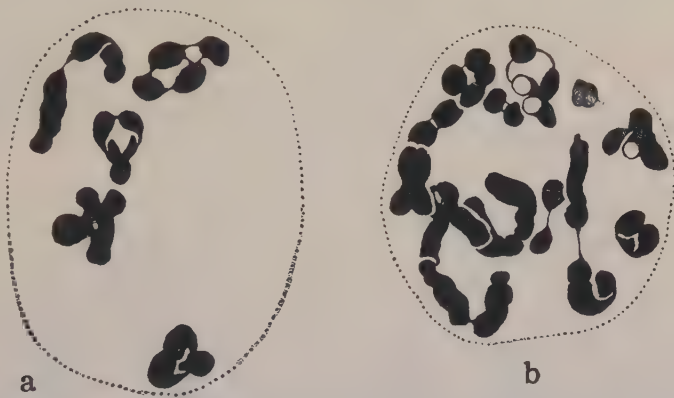


Fig. 8. — *N. Bulbocodium* L. de Redinha. *a*, Diacinèse incomplète montrant un tétravalent des chromosomes courts dont trois éléments sont reliés par un triple chiasma terminal. *b*, Diacinèse montrant deux univalents des chromosomes Pp'. 2BE-V. G. × 2.100.

Des figures montrant des trivalents et des univalents ont été trouvées assez rarement. Les chromosomes nucléolaires engendrent des univalents plus souvent que les autres (fig. 8*b*). Ce fait est sans doute, comme il a été signalé à plusieurs reprises, une conséquence de leur attachement au nucléole.

La métaphase I et les phases suivantes ont été étudiées sur des préparations fournies par deux plantes différentes. Ces plantes ont montré les comportements suivants :

Plante A — L'analyse de 10 métaphases, en ce qui concerne le nombre et la distribution des chiasmata, nous a montré les résultats rassemblés dans le Tableau III.

Tableau III

Fréquence et distribution des chiasmata à la métaphase I chez la *plante A* de Redinha

Nombre de métaphases	Nombre total de bivalents	Nombre total de chiasmata	Nombre total de chiasmata intersticiels	Nombre total de chiasmata terminaux	Nombre moyen de chiasmata par bivalent	Nombre moyen de chiasmata intersticiels par bivalent	Nombre moyen de chiasmata terminaux par bivalent	Coefficient de terminalisation
Bivalents pris ensemble								
10	140	236	30	206	1,68	0,21	1,47	0,87
Bivalents longs (2 Lp 1, 2 Lp 2, 2 Lp 3 et 2 lm)								
10	80	126	30	96	1,57	0,37	1,2	0,76
Bivalents courts (4 PP et 2 Pp)								
10	60	110	0	110	1,83	0	1,83	1

La comparaison des résultats obtenus avec ceux fournis par les diploïdes montre: 1) le coefficient de terminalisation pour les chromosomes pris ensemble possède une valeur plus élevée (0,87 — 0,7 = 0,17); 2) les chromosomes longs présentent un degré de terminalisation bien plus élevé (0,76 — 0,44 = 0,32); 3) les chromosomes courts, en présentant une terminalisation complète, se comportent d'une façon identique.

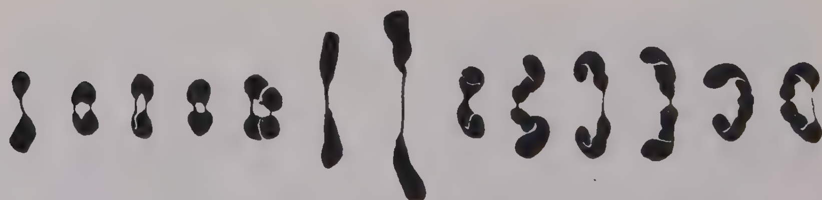


Fig. 9. — *N. Bulbocodium* L. de Redinha. *Plante A.* Les 14 bivalents d'une même plaque dessinés séparément; remarquer que le premier bivalent est une paire hétéromorphique. 2 BE-V. G. × 2.450.

Dans cette plante, nous avons constaté qu'il existait parmi les bivalents courts une paire hétéromorphique, constituée par un élément normal et un autre plus volumi-

neux (fig. 9). Les deux éléments étaient reliés par un seul chiasma terminal.

La séparation anaphasique ainsi que les phases suivantes ont lieu régulièrement. De cette façon, le pollen (fig. 1, Pl. I) est bien conformé (95,1 % de grains parfaits) et pourvu de 14 chromosomes, comme nous avons pu le constater par l'analyse de nombreuses métaphases de la première division. Ces figures ont mis en évidence, d'une façon assez nette, l'hétérozygotie constatée à la metaphase I, c'est-à-dire, il y avait des microspores à garniture diploïde normale (fig. 10 *a*) et d'autres dans lesquels un

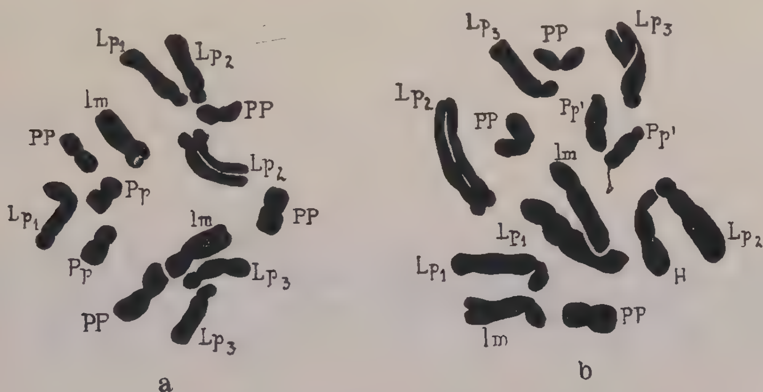


Fig. 10. — *N. Bulbocodium* L. de Redinha. *Plante A.* *a*, Plaque équatoriale dans un grain de pollen à garniture normale. *b*, Garniture d'un autre grain de pollen dans laquelle un chromosome PP a été remplacé par un plus autre long (H). C. A. × 1.400.

chromosome PP avait été remplacé par un autre ayant une branche de longueur moyenne (H, fig. 10 *b*). La ségrégation des microspores de ces deux types était dans la proportion attendue de 1 : 1.

Plante B — L'étude de 10 vues de profil de métaphase I (fig. 11) nous a révélé que, comme chez les plantes antérieures, les bivalents courts terminalisent complètement. Les bivalents longs ont montré un degré de terminalisation moindre que celui de la *plante A*, comme le Tableau IV le met en évidence.

Tableau IV

Fréquence et distribution des chiasmata à la métaphase I dans les longs bivalents de la *plante B* de Redinha

Nombre de métaphases	Nombre total de bivalents	Nombre total de chiasmata	Nombre total de chiasmata intersticiels	Nombre total de chiasmata terminaux	Nombre moyen de chiasmata par bivalent	Nombre moyen de chiasmata intersticiels par bivalent	Nombre moyen de chiasmata terminaux par bivalent	Coefficient de terminalisation
10	80	153	52	101	1,9	0,65	1,26	0,66

Les phases suivantes de la méiose ont montré quelques irrégularités se traduisant surtout par l'apparition d'univalents (fig. 12 *b*) et de ponts aux anaphases I (fig. 12 *a*) et II (fig. 12 *c*). Les ponts étaient toujours formés par de longs bivalents.

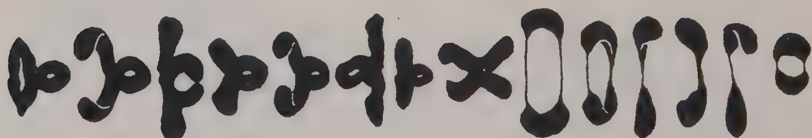


Fig. 11. — *N. Bulbocodium* L. de Redinha. *Plante B*. Les 14 bivalents d'une même plaque dessinés séparément. 2BE-V. G. × 2.450.

Tandis que la *plante A* n'a jamais présenté de ponts, la *plante B* les a montrés avec une certaine fréquence. Ce fait suggère que la différence trouvée entre ces deux plantes en ce qui concerne le degré de terminalisation des longs bivalents ne pourra pas être seulement due à des différences d'environnement ou de développement, mais peut-être aux arrêts de terminalisation en conséquence de changes d'homologie.

Dans la plupart des métaphases de la division homéotypique (fig. 13 *a*), nous avons trouvé des garnitures diploïdes normales et il en était de même dans les métaphases de la première division des grains de pollen (fig. 13 *b*).

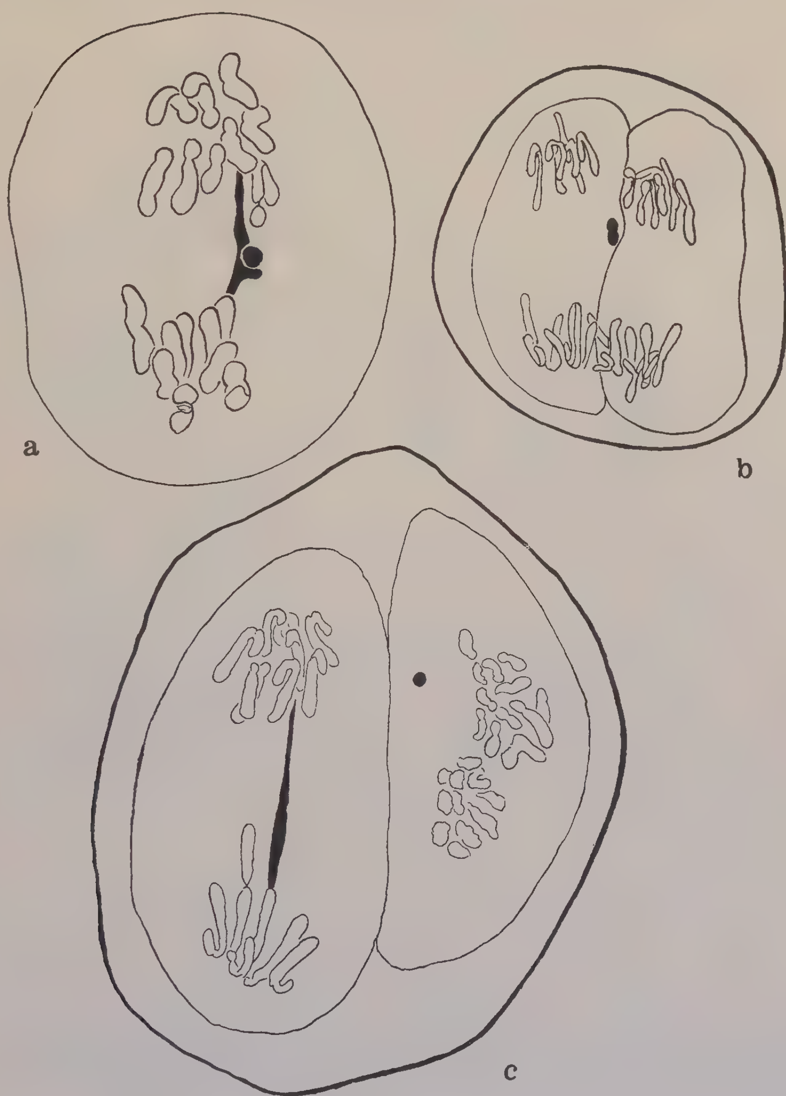


Fig. 12. — *N. Bulbocodium* L. de Redinha. *Plante B. a,* Pont à l'anaphase I s'accompagnant d'un fragment. *b,* Anaphase II montrant un retardataire. *c,* Pont à l'anaphase II ; remarquer l'existence d'un fragment dans la cellule à droite.
2 BE-V. G. × 2.100



Fig. 13. — *N. Bulbocodium* L. de Redinha. *Plante B. a*, Métaphase II à 14 chromosomes. 2BE-V. G. ×1.800. *b*, Plaque dans un grain de pollen; remarquer l'existence de deux chromosomes Pp'. C. A. ×1.950.

3. *Les plantes de Chiqueda*

Les plaques équatoriales dans les cellules des méristèmes radiculaires et dans les grains de pollen nous ont montré, respectivement, 26 et 13 chromosomes. L'étude détaillée de leur morphologie nous a révélé l'existence des types suivants (fig. 14*a*, *b*):

1. Chromosome presque isobrachial dont chaque branche possède deux constrictions acinétiques, localisées de telle façon que la branche est partagée en trois segments à peu près égaux au tiers de leur longueur totale (Ll);

2. Chromosome hétérobrachial Lp à branche courte plus longue que la même branche des autres chromosomes du même type; la branche L possède une constriction acinétique sub-médiane (Lp_1);
3. Chromosome Lp dont la branche L est partagée en 4 segments au moyen de deux constrictions acinétiques non-nucléolaires et d'une troisième nucléolaire, qui isole le segment terminal (Lp_2);

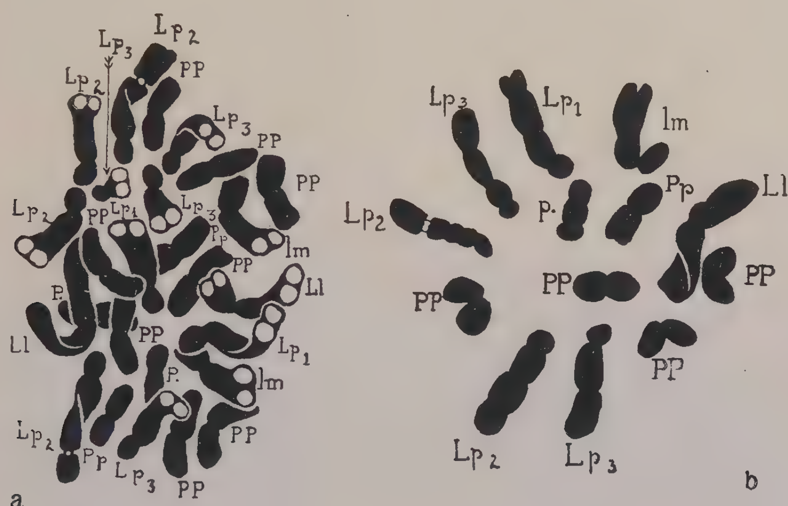


Fig. 14. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. *a*, Plaque équatoriale dans une cellulle du méristème radiculaire. N.-V. G. × 2.750. *b*, Métaphase de la première division du noyau d'un grain de pollen. C. A. × 1.950.

4. Chromosome semblable au type précédent, mais un peu plus court et dépourvu de constriction nucléolaire (Lp_2);
5. Chromosome semblable aux précédents, mais à branche p un peu plus courte (Lp_3);
6. Chromosome lm (lm);
7. Chromosome PP (PP);
8. Chromosome Pp (Pp);
9. Chromosome P. (P.).

Le nombre des types décrits est donné, à la diplophase, par la formule suivante:

$$2n = 26 = 2\,Ll + 2\,Lp_1 + 2\,\bar{L}p_2 + 2\,Lp_2 + 4\,Lp_3 + \\ + 2\,lm + 8\,PP + 2\,Pp + 2\,P.$$

Ces plantes sont remarquables en ce qui concerne les chromosomes nucléolaires: *il n'existe aucun chromosome satellitifère; seul deux chromosomes à constriction nucléolaire ($\bar{L}p_2$) sont présents à la diplophase et un à l'haplophase.* Ces faits ont été établis hors de doute, puisque: 1) le nombre maximum des nucléoles à la diplophase et à l'haplophase est, respectivement, de 2 (fig. 15*b*) et 1 (fig. 15*c*, *d*); 2) dans les méristèmes radiculaires, nous avons mis en évidence, aux stades précoces de la télophase, la formation de deux nucléoles aux emplacements correspondant aux filaments des deux constrictions plus longues de ces deux chromosomes (fig. 15*a*, *b*); 3) on constate toujours, à la prophase de la première division des grains de pollen, l'existence d'un seul nucléole auquel le chromosome $\bar{L}p_2$ est attaché par une région hétérochromatique (fig. 15*c*, *d*); quelquefois, cette région est partagée en deux portions, situées aux extrémités des segments en contact avec le nucléole (fig. 15*c*); 4) à la prophase de la division hétérotypique, seul le bivalent constitué par la paire $\bar{L}p_2$ est attaché au nucléole par une région hétérochromatique (fig. 34*a*, *b*).

En dehors des plantes normales — les plus nombreuses —, nous en avons trouvé d'autres présentant quelques particularités remarquables:

1. — Des plantes dont les racines présentaient simultanément des plaques normales et d'autres à 27 éléments (fig. 16*a*, *b*). Dans ces dernières, 26 chromosomes correspondaient à l'idiogramme normal (fig. 16*a*), tandis que l'élément surnuméraire était un chromosome céphalobrachial très court, qui sera désigné par le symbole p. dans l'exposé suivant (fig. 16*b*).

À la prophase de la mitose, ce chromosome offre un comportement normal, puisqu'il se raccourcit, s'épaissit et

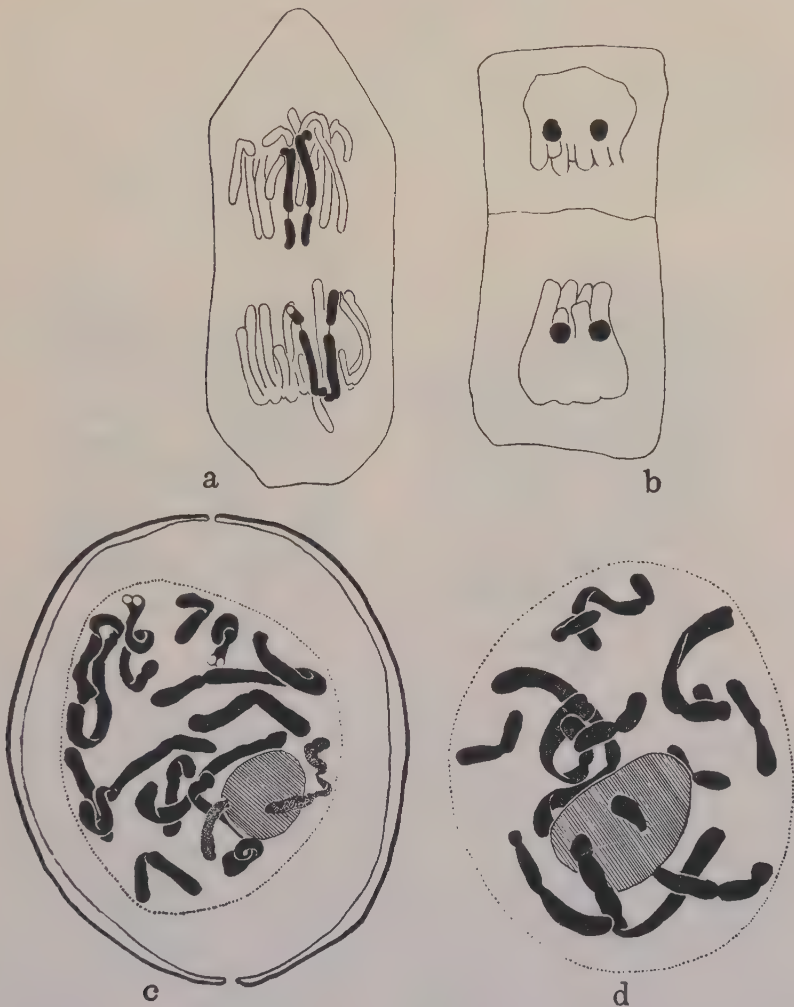


Fig. 15. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. *a,* Anaphase dans une cellule du méristème radiculaire montrant les deux chromosomes à constriction acinétique nucléolaire. *b,* Un des premiers stades de la télophase présentant deux nucléoles, qui ont pris naissance aux emplacements des constrictions nucléolaires. Méthode de Altmann. × 1.800. *c* et *d,* Stades avancés de la prophase dans des grains de pollen ; un seul nucléole y existe auquel le chromosome $L_{p\,2}$ est attaché. La fig. *c* montre que, comme d'habitude chez les Narcisses, la région nucléologénique est hétérochromatique ; elle se trouve partagée en deux portions, localisées aux extrémités des segments qui sont en conctact avec le nucléole. C. A. × 1.250.

se clive longitudinalement (fig. 17*a*) comme les autres éléments. Aux phases suivantes, sa conduite est variable: *a*) Quelquefois, il s'oriente dans la plaque et, à l'anaphase, ses chromatides émigrent régulièrement vers les pôles (fig. 17*b*); *b*) Souvent, il semble que, bien qu'il ait pris sa place dans la plaque, il ne subit pas la disjonction anapha-



Fig. 16. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. *a*, Plaque normale à 26 chromosomes. *b*, Plaque à 27; la flèche indique le chromosome surnuméraire p.. N.-V. G. × 2.750.

sique et demeure dans le cytoplasme (fig. 17*c*) où il donne naissance à un micronoyau (fig. 19*b*-*e*); *c*) D'autres fois, il ne s'oriente pas dans la plaque (fig. 17*d*) et, dans ces cas, peut-être quand il ne subit pas l'influence du fuseau, il demeure dans le cytoplasme où, comme dans le cas précédent, il est converti en un micronoyau; *d*) Souvent, il engendre des ponts anaphasiques qui résultent, comme les figures 18*a*-*c* le montrent, de la soudure des extrémités des branches courtes des deux chromatides-fils. Une figure (fig. 18*d*) nous a montré précisément que cette soudure est une conséquence de la fusion des extrémités des chromonemata des deux chromatides. Les ponts, par suite de la petite longueur du chromosome, restent fréquemment au niveau du plan équatorial, séparés des deux groupes anaphasiques (figs.

18*a-c* et 19*a*). Il est probable que ces ponts soient rompus dans certains cas et que les deux portions résultantes soient incluses dans les deux groupes anaphasiques. Plus souvent, cependant, ils persistent dans le cytoplasme

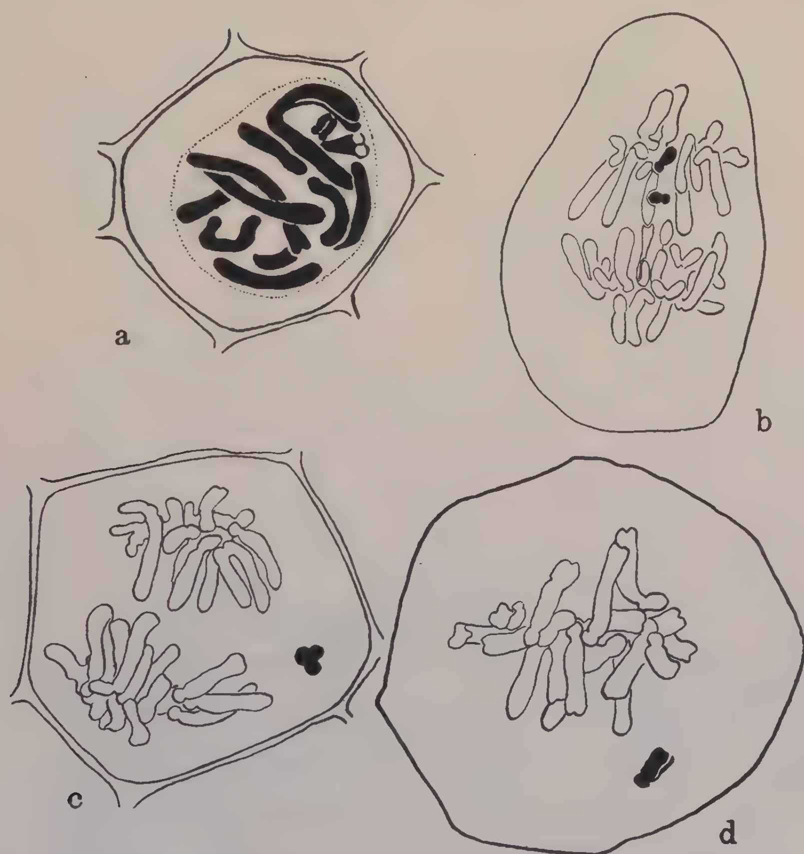


Fig. 17. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. *a-d*, Figures mettant en évidence le comportement du chromosome p. à la mitose. Explication dans le texte. N.-V. G. *a*, *c*, *d*, × 2.750, *b* × 1.800.

et, s'ils se trouvent suffisamment écartés du plan équatorial, ils sont convertis directement en un seul micronoyau; s'ils demeurent dans le plan équatorial, ils peuvent être rompus par la cloison qui les clivera en deux portions, chacune desquelles engendrera un micronoyau.

Les micronucléi présentent tout-d'abord un aspect

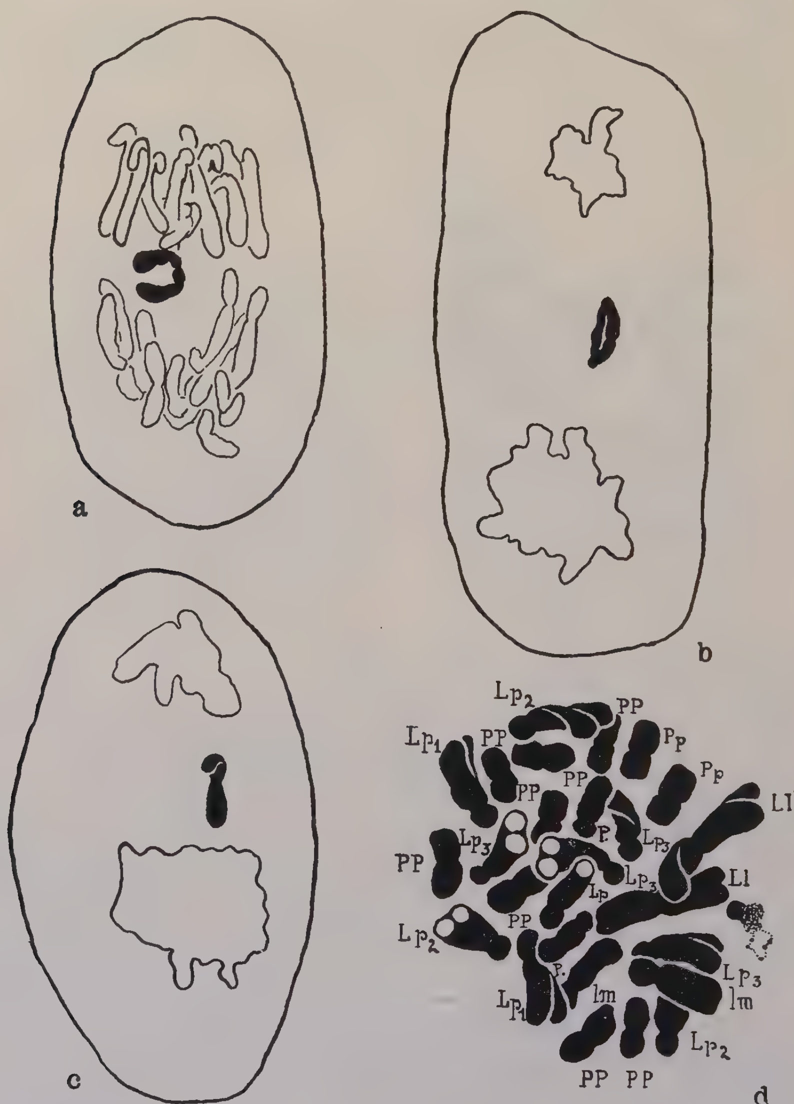


Fig. 18. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. *a-c*, Ponts à l'anaphase et à la télophase de la mitose engendrés par le chromosome p. × 2.100. *d*, Plaque équatoriale montrant que les ponts résultent de la soudure des chromonemata des chromatides-fils. N.-V. G. × 3.250.

semblable à celui des noyaux. Cependant, petit à petit, ils

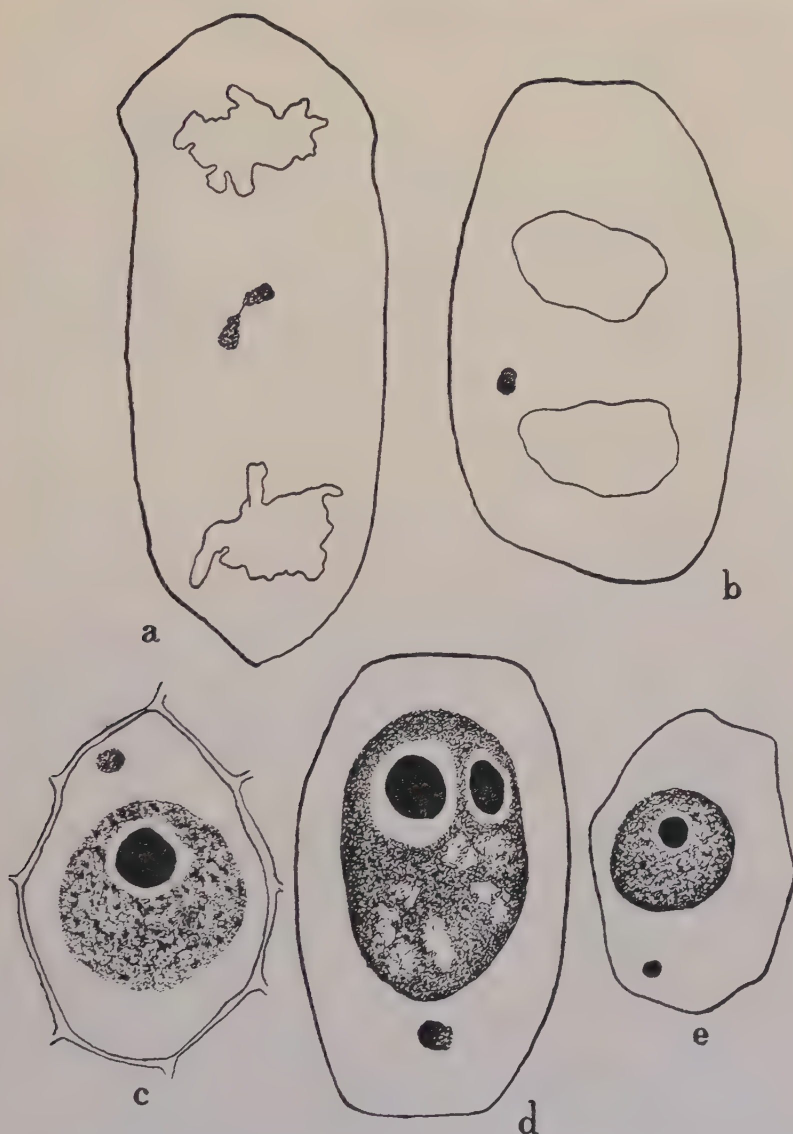


Fig. 19. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. *a*, Télophase de la mitose montrant la persistance des chromatides du chromosome p. (qui ont formé un pont) dans le plan équatorial ; ces chromatides sont sur le point de devenir des micronucléi. × 2.200. *b-e*, Micronucléi engendrés par le chromosome p. et leur évolution ultérieure.
N.-V. G. × 1.720.

se transforment en des masses homogènes, compactes, se colorant intensément et uniformément au violet de gentiane (fig. 19*b*-*e*).

2. — Des plantes présentant des ponts anaphasiques engendrés par un chromosome long. Ces ponts (fig. 20*a*, *b* et *e*), comme il est évident, sont longs et relient, à l'anaphase et aux premiers stades de la télophase — moment où ils présentent assez souvent, comme CÂMARA (1938) l'a montré pour les chromosomes méiotiques, une structure spiralée assez nette (fig. 20*c*) —, les deux groupes polaires. Quelquefois, par suite de la traction exercée par les centromères, les ponts se rompent avant l'apparition de la cloison (fig. 20*b*) et les deux parties résultantes sont incluses dans les groupes polaires. Quelquefois, les centromères ne sont pas inclus dans les groupes télophasiques et les ponts restent entiers dans le cytoplasme où ils forment de gros micronucléi (fig. 20*c*). D'autres fois, les ponts se rompent de part et d'autre (fig. 20*d*) en donnant aussi des micronucléi. Quelquefois, finalement, ils sont rompus par la cloison qui les divise en deux portions plus au moins inégales (fig. 20*e*). De cette façon, on trouve fréquemment des micronucléi (fig. 20*f*, *g*) résultant de l'évolution des ponts.

3. — Des plantes montrant simultanément des ponts longs et courts (fig. 21*a*, *b*). Ces ponts sont engendrés par les mêmes éléments, réunis dans une même plante, qui se trouvent chez les types 1 et 2 et présentent ici un comportement semblable. Une figure a été trouvée (fig. 21*b*) montrant un pont long, qui était sur le point de se rompre de part et d'autre du plan équatorial, un pont court et un fragment. Ce dernier élément pourra peut-être correspondre à une duplication du chromosome p., ou à un fragment produit par un mécanisme semblable à celui que la figure montre comme agissant sur le pont long.

L'apparition de plantes des types que nous venons de décrire est suffisamment claire: — On trouve assez souvent, au cours des divisions réductrices, des ponts anaphasiques

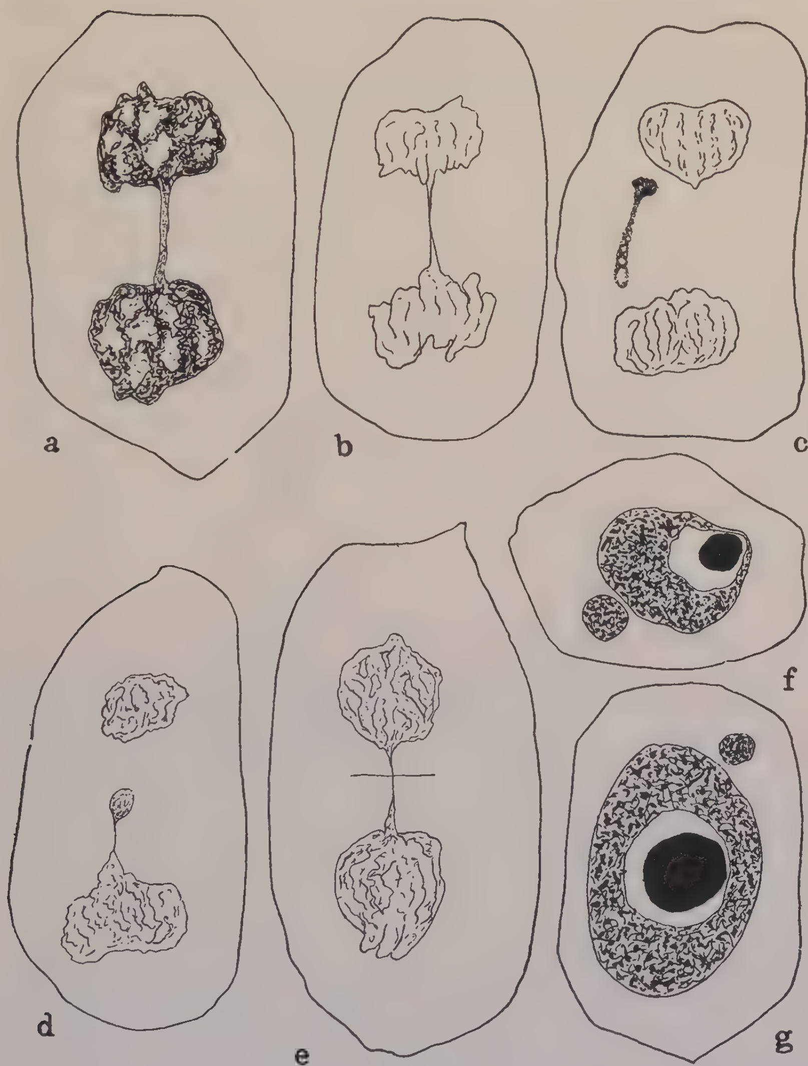


Fig. 20. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. *a, b,* Ponts à la télophase dans des cellules du méristème radiculaire ; le pont de la figure *b* est sur le point de se rompre par suite de la traction polaire. *c,* Image engendrée probablement par un pont dont les centromères n'ont pas été inclus dans les groupes polaires ; remarquer la structure spiralée. *d,* Pont engendrant un micronoyau. *e,* Pont sur le point de se rompre par l'action du développement de la cloison. *f* et *g,* Micronucléi engendrés par des ponts. N.-V. G. × 1.550.

qui, étant rompus, engendrent des chromatides dépourvus d'une de leurs extrémités. Ces chromatides, après disjonction à l'anaphase II, deviennent des chromosomes qui peuvent être inclus dans les gamètes. La conjugaison de

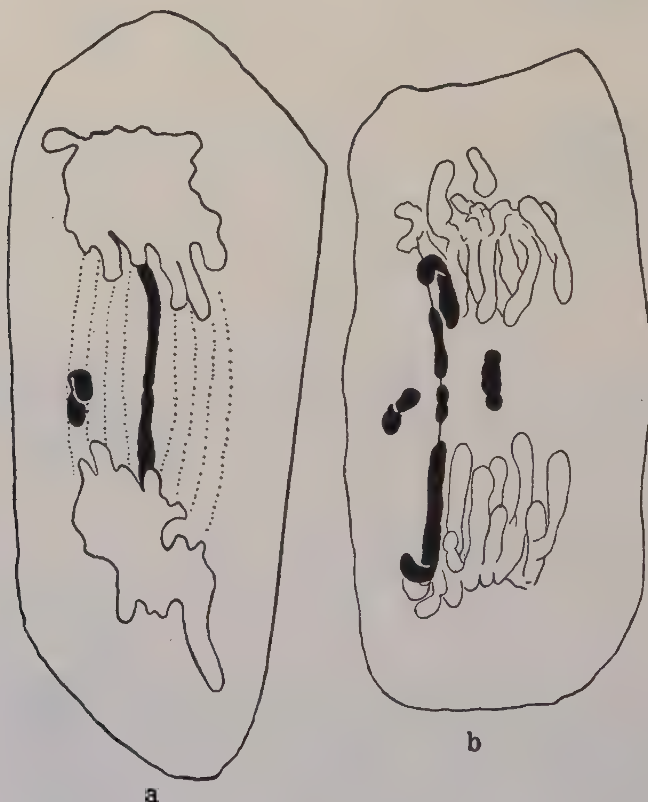


Fig. 21. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. *a,* Télophase dans une cellule du méristème radiculaire; deux ponts, engendrés respectivement par un chromosome long et par un élément p., sont visibles. × 3.250 *b,* Anaphase avancée. Explication dans le texte. N.-V. G. × 2.750.

ces gamètes engendre des plantes ayant des chromosomes dépourvus d'un télomère (1).

Le chromosome p. a résulté, comme la comparaison de l'idiogramme des tétraploïdes avec celui des plantes de

(1) Bien qu'il manque à ces chromosomes certaines régions, ces combinaisons sont viables à cause de la constitution hypo-tétraploïde de ces plantes.

Chiqueda le montre, d'un chromosome Lp_1 qui a été rompu sur la branche L, tout près de la constriction cinétique.

Le chromosome long engendrant des ponts a été produit à partir d'un chromosome Lp_3 qui, comme l'étude de la méiose l'a montré (voir fig. 25), a été rompu à une distance relativement considérable de l'extrémité distale de la branche L.

Ces chromosomes dépourvus d'un télomère engendrent, par fusion des bouts des chromonemata des deux chromatides-fils, des ponts à l'anaphase de quelques mitoses des cellules des plantes qui les contiennent. Pour expliquer le mécanisme de la formation de ces ponts, nous pourrons considérer deux hypothèses (McCLINTOCK, 1938; DARLINGTON et UPCOTT, 1941): 1) les chromonemata se sont reliés après leur division; 2) l'union a résulté du fait que les extrémités rompues ne se reproduisent pas et restent liées à ce point.

Le mécanisme contenu dans la deuxième hypothèse devrait, par le fait d'être en rapport avec le nombre des chromonemata, travailler assez régulièrement et, en conséquence, nous devrions trouver dans toutes les racines un pourcentage identique de ponts. Cependant, il ne devrait pas en être de même lorsque les choses ont lieu en accord avec le premier point de vue. De cette façon, pour choisir entre ces deux hypothèses, nous avons fait une étude statistique des ponts engendrés par les longs chromosomes. L'étude de trois racines nous a montré le résultat contenu dans le Tableau V.

Tableau V

Racine n.o	Nombre de ana- télophases analysées	Nombre de figures normales	Nombre de ponts	Pourcentages	
				Normales	Ponts
1	87	77	10	88,51	11,49
2	291	257	34	88,32	11,68
3	180	156	24	86,67	13,33

On voit donc que ces racines se comportent d'une façon presque identique montrant un pourcentage s'avoisinant considérablement de 12,5 %. Ce résultat semble donc confirmer la deuxième hypothèse. Mais, d'après ce point de vue, le mécanisme de la formation des ponts est si régulier que toutes les plantes devraient offrir le même résultat. Pour cette raison, nous avons étudié une racine d'une autre espèce — *N. odorus* —, qui nous a montré un pourcentage de 2,4 %, beaucoup moindre que celui trouvé chez *N. Bulbocodium*. Il semble donc que la formation des ponts résulte de la fusion occasionnelle, provoquée par des causes inconnues, des extrémités des chromonemata après leur division. L'apparition d'un pourcentage assez voisin dans les trois racines des plantes de Chiqueda est peut-être une coïncidence résultant du fait que ces racines étaient soumises aux mêmes conditions.

McCLINTOCK (1939, 1941), étudiant *Zea Mays*, a constaté qu'un certain chromosome dépourvu d'une extrémité présentait des ponts dans toutes les divisions de l'albumen. Dans les cellules de l'embryon, par contre, ce même chromosome n'en a présenté aucun. Ce fait a amené l'auteur à penser que les chromosomes rompus peuvent se «guérir» et présenter un comportement normal après cette «guérison».

Les plantes que nous avons étudiées étaient adultes et devraient être âgées de plusieurs années. De cette façon, le chromosome dépourvu d'un télomère avait traversé une très longue période de fusion — pont — rupture — fusion (comme les ponts n'apparaissent que dans quelques figures, ce cycle n'est pas continu) sans qu'il ait perdu la capacité de poursuivre le même cycle. Ce fait montre que, en opposition à ce qui arrive chez *Zea Mays*, les chromosomes rompus des Narcisses — tout au moins dans certaines cellules et dans les conditions auxquelles ces plantes étaient soumises — ne sont pas «guéris» et conservent la capacité de réunion des chromatides-fils. Cette capacité pourra probablement être conservée indéfiniment (cf. DARLINGTON et UPCOTT, 1941).

En opposition à ce qui arrivait chez les plantes de

Redinha, aucun tétravalent n'a été trouvé chez les plantes de Chiqueda. Les diacinèses (fig. 22) ainsi que les métaphases I nous ont toujours montré 13 bivalents, dont 7 plus longs et 6 courts. 5 de ces derniers présentent des chiasmata terminaux, ce qui leur donne la forme d'un anneau, tandis que le sixième ne possède qu'un seul chiasma terminal ou intersticiel. Les bivalents en anneau corres-

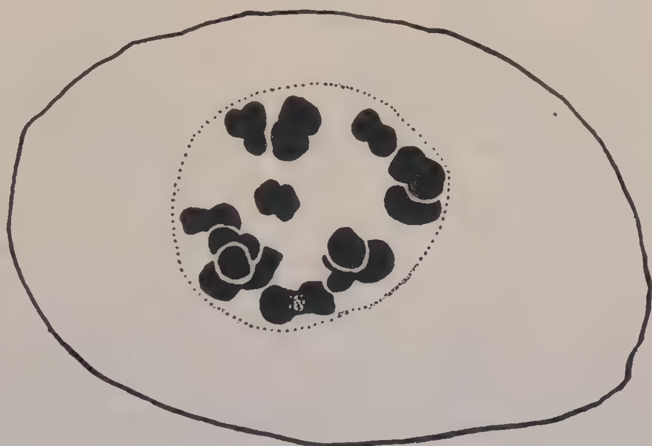


Fig. 22. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. Diacinèse (13 II).
2BE-V. G. × 2.100.

pondent aux chromosomes PP (8) et Pp (2) et le dernier à la paire P. Étant donnée la moindre taille de ce bivalent et qu'il ne forme qu'un seul chiasma, il est possible de distinguer ce bivalent de tous les autres.

L' analyse attentive des vues polaires des métaphases nous a révélé l'existence d'associations secondaires assez nettes entre ces petits bivalents. L'examen de 70 figures nous a donné le résultat contenu dans le Tableau VI.

Ce Tableau montre que les bivalents PP manifestent le phénomène de l'association secondaire assez fréquemment, tandis que les bivalents Pp et P., par contre, la présentent bien rarement.

L'existence de ces phénomènes d'association secondaire met en évidence, d'une façon assez nette, la constitution

Tableau VI

Association secondaire montrée par les bivalents des chromosomes PP, Pp et P. à la métaphase I chez les plantes de Chiqueda

Sans association apparente (fig. 23*a*)	11_{II} + 1(2PP) (fig. 23*b*)	9_{II} + 2(2PP) (fig. 23*c*)	11_{II} + 1 (Pp + P.)	9_{II} + 1(2PP) + 1(Pp + P.)	7_{II} + 2(PP) + 1(Pp + P.) (fig. 23*d*)
22	26	16	2	2	2
31,4 %	37,1 %	22,8 %	2,8 %	2,8 %	2,8 %

hypo-tétraploïde de ces plantes. Étant donnée cette constitution, nous devrions nous attendre à voir apparaître deux bivalents Pp présentant un degré d'association secondaire comparable à celui des paires PP. Il n'en est point ainsi, puisqu'un des bivalents Pp a été remplacé par un élément P. morphologiquement différent. Cependant, cet élément présente des analogies avec le chromosome Pp, vu qu'ils peuvent encore, bien que rarement, manifester le phénomène de l'association secondaire. Ces faits nous amènent donc à la conclusion que le chromosome P. a été engendré à partir d'un élément Pp par suite d'altérations structurelles.

Plus souvent, la disjonction anaphasique a lieu d'une façon régulière. Les anomalies trouvées plus fréquemment se traduisent par la formation de ponts, qui étaient toujours engendrés par de longs bivalents. Deux types ont été identifiés: ceux qui s'accompagnent d'un fragment acinétique (fig. 24 *a*, *b*) et d'autres dépourvus de fragment (fig. 24 *c*).

Les ponts du premier type résultent, comme on le sait (MÜNTZING, 1934; RICHARDSON, 1936; DARLINGTON, 1936, 1937; UPCOTT, 1937; FRANKEL, 1937; RIBBANDS, 1937; etc.), de l'existence d'inversions dans les paires chromosomiques. Par suite de la rupture de ces ponts, on trouve à la métaphase II des chromosomes constitués par deux chromatides

inégaux (fig. 25): celui qui n'a subi aucun changement et celui qui a résulté de la rupture de la formation dicentrique qui a engendré le pont. Les caractères de ces ponts et l'aspect

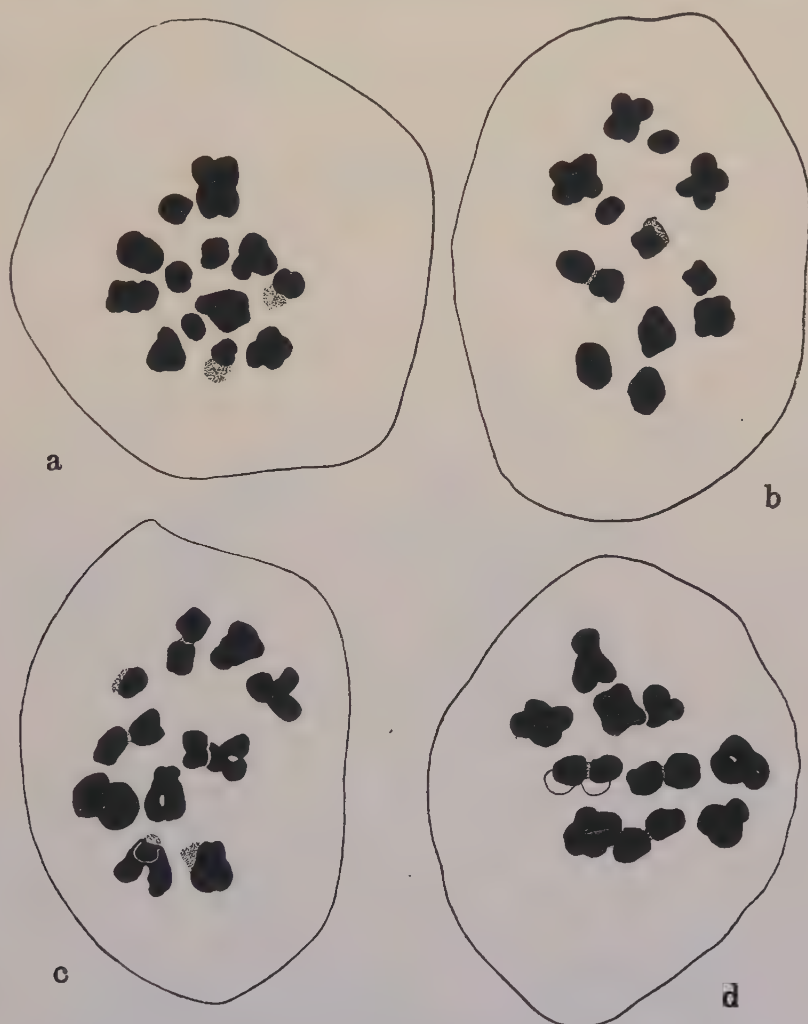


Fig. 23. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. *a-d*, Vues polaires de la métaphase I. Explication dans le Tableau VI. 2BE-V. G. × 1.950.

des chromosomes à chromatides inégaux de la métaphase II nous a permis d'établir que tout au moins quelques-uns de ces ponts sont engendrés par une des paires Lp_3. Cette

paire portera donc une inversion localisée près de l'extrémité distale de la branche L.

Quant aux ponts du deuxième type — ponts sans fragments — nous pourrons dire le suivant: — Comme nous le savons, quelques-unes des plantes de cette population possèdent des chromosomes dépourvus d'une extrémité, qui donnent naissance à des ponts dans quelques anaphases somatiques. Ces chromosomes, comme nous l'avons vu, ne perdent pas la capacité d'interrompre le cycle fusion — pont — rupture — fusion. De cette façon, les ponts de ce

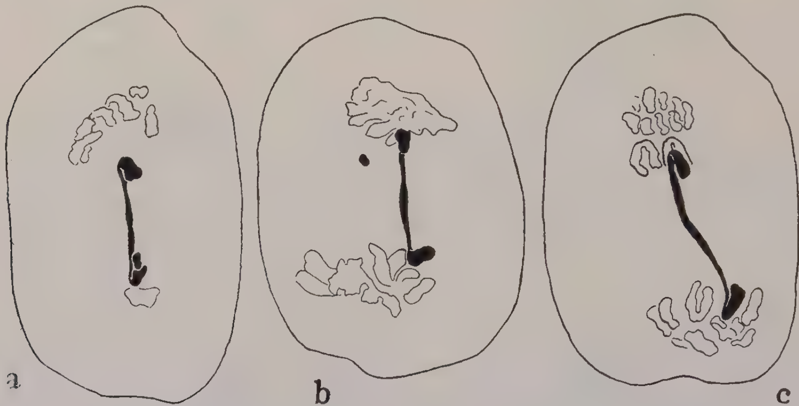


Fig. 24. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. a-c, Ponts à l'anaphase I. Explication dans le texte. 2BE-V. G. × 1.280.

type pourraient être engendrés par des chromosomes dépourvus d'une extrémité existant dans ces plantes. Une autre possibilité se trouve, comme DARLINGTON et UPCOTT (1941) le croient, dans la fusion d'extrémités télomériques des chromosomes. La première explication nous semble bien plus probable.

À la télophase I, on trouve fréquemment deux nucléoles dans chacun des deux noyaux-fils (fig. 26 *a*, *b*). Ces nucléoles sont placés côte à côte et présentent une taille à peu près identique.

Dans les méristèmes radiculaires, nous n'avons trouvé que deux chromosomes nucléolaires et deux nucléoles qui leur correspondaient. À la première division des grains

de pollen, nous n'avons rencontré qu'un seul chromosome nucléolaire et un seul nucléole. L'apparition de deux nucléoles à la télophase I peut s'expliquer de la façon suivante: — À l'anaphase I, les chromatides des chromosomes qui émigrent vers les pôles se trouvent un peu écartés. Par suite de cet écartement, les deux régions nucléologéniques des deux chromatides fonctionnent séparément

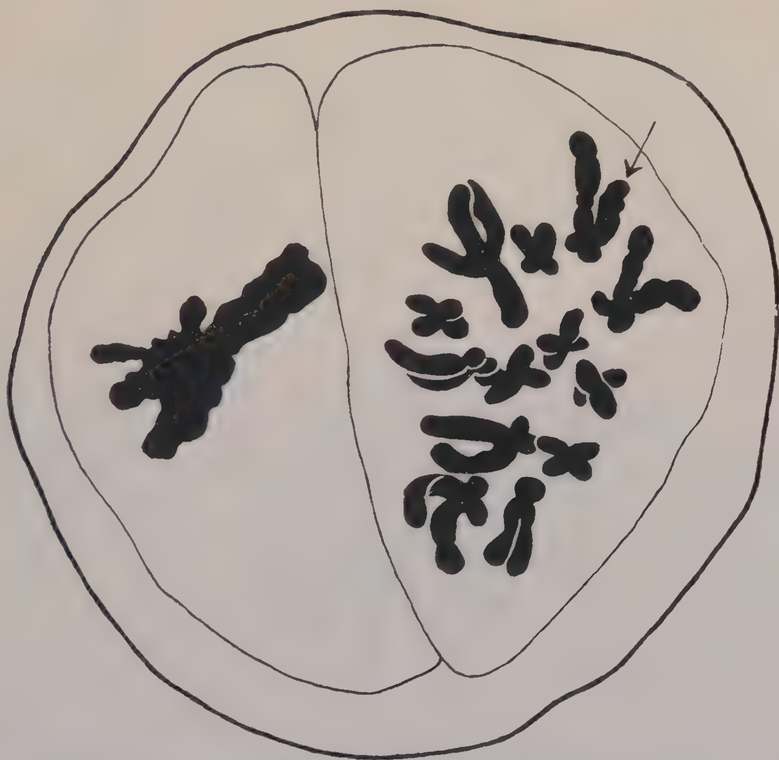


Fig. 25. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. Métaphase II. La flèche indique un chromosome constitué par deux chromatides inégaux; le chromatide plus court a été probablement engendré en conséquence de la rupture d'un pont formé par une des paires Lp 3. 2BE-V. G. × 1.450.

en engendrant un nucléole chacune. Le fait que les nucléoles sont toujours assez proches est en accord avec cette explication. Un exemple semblable a été trouvé par HAKANSSON (1940) chez *Godetia Whitneyi.*

Les paires de nucléoles avaient toujours une taille identique dans les deux noyaux-fils. Ceci prouve que la

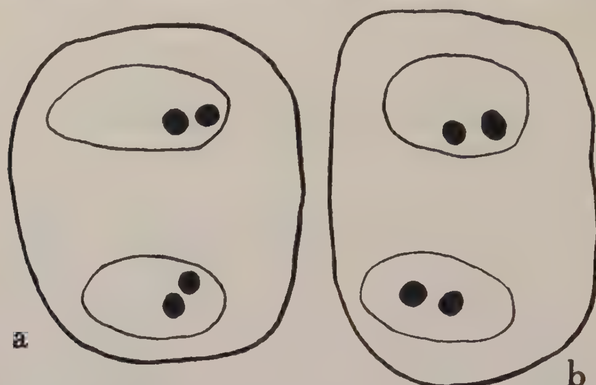


Fig. 26. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. *a*, *b*, Télophases I montrant deux nucléoles dans chacun des noyaux-fils. 2BE-V. G. × 1.600.

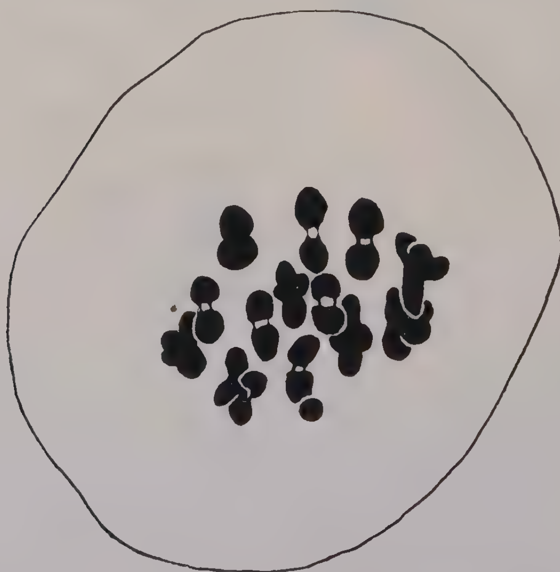


Fig. 27. — *N. Bulbocodium* L. de Chiqueda. Métaphase I montrant 13_{II} et un univalent correspondant peut-être à un chromosome p. 2BE-V. G. × 2.100.

plante étudiée était homozygotique en ce qui concerne les valences des régions nucléologéniques.

Dans quelques plantes, nous avons constaté l'appari-

tion, à la métaphase I, d'un petit élément surnuméraire (fig. 27). Ce corps est peut-être un élément p. que nous avons trouvé dans les méristèmes radiculaires de quelques individus.

En dehors de l'apparition de ponts, la méiose a lieu très régulièrement, ce qui se traduit par le faible pourcentage (5,9 %) de grains de pollen mal conformés (fig. 2, Pl. I).

4. *Les plantes de S. Martinho do Pôrto*

En ce qui concerne le nombre et la morphologie des chromosomes, nous avons constaté, par l'observation de nombreuses plaques équatoriales dans des cellules des méristèmes radiculaires et dans les grains de pollen, que ces plantes sont tout à fait identiques aux normales de la population de Chiqueda. Les figures 28 *a* et *b* mettent ce fait en évidence d'une façon assez nette.



Fig. 28. — *N. Bulbocodium* L. de S. Martinho do Pôrto. *a*, *b*, Plaques dans des grains de pollen; les chromosomes sont indiqués par leurs symboles respectifs. C. A. × 1.100.

Les diacinèses ainsi que les métaphases I ont montré, comme chez les plantes de Chiqueda, 13 bivalents. Étant

donnée la netteté des images, nous avons choisi les plantes de cette population pour étudier les bivalents au point de vue du nombre et de la distribution des chiasmata à la métaphase I (fig. 29 *a-e*). Ainsi:

Le bivalent Ll se distingue assez nettement des autres à cause de sa plus grande taille et parce qu'il présente presque toujours deux chiasmata — un sub-médian et un autre terminal — sur chacune de leurs branches.



Fig. 29. — *N. Bulbocodium* L. de S. Martinho do Pôrto. *a-d*, Les 13 bivalents de quatre vues de profil de métaphase I dessinés séparément pour montrer le nombre et la distribution des chiasmata. e, Aspects du bivalent Ll montrant différents degrés d'attraction entre les régions distales des deux branches. C. A. × 1.600.

Souvent, il présente un aspect en croix, comme les figures 29 *a-c* le montrent. Quelquefois, cependant, les moitiés terminales des branches se courbent vers la partie médiane. Cette courbure peut être plus ou moins accentuée et, dans les cas extrêmes, les bouts des deux branches se rencontrent et le bivalent forme ainsi un

anneau, dont une partie est à peu près constituée par la région comprise entre les deux chiasmata intersticiels, situés de part et d'autre du centromère, et l'autre par les moitiés distales des branches (fig. 29*e*). Il semble donc, d'après ces images, que les régions distales des branches s'attirent sous l'action d'une force comparable à celle qui déclenche l'association secondaire. Ces faits nous portent à croire que les régions distales des deux branches sont homologues.

Le bivalent lm montre en général trois chiasmata: deux aux extrémités des branches et un vers la région moyenne de la branche l (fig. 29*a-d*).

Le bivalent Lp_1 est semblable au précédent quant au nombre et à la position des chiasmata; il s'en distingue par la moindre longueur de la branche courte (fig. 29*a-d*).

Les bivalents Lp_2, Lp_2 et Lp_3 sont assez semblables et il n'est pas possible d'établir de distinction entre eux: ils portent en général deux chiasmata, situés, respectivement, dans la région moyenne et à l'extrémité de la branche L (fig. 29*a-c*). Un de ces bivalents peut quelquefois présenter un seul chiasma intersticiel sur la branche L (fig. 29*d*).

Les bivalents des chromosomes PP et Pp ne peuvent pas se distinguer: ils se présentent presque toujours comme des anneaux à deux chiasmata terminaux (fig. 29*a-d*).

La paire P. engendre un bivalent plus petit que tous les autres (fig. 29*a-d*). Quelquefois, il présente un chiasma à l'extrémité de la branche P (fig. 29*a*). Assez souvent, cependant, le chiasma ne terminalise pas et il reste intersticiel près de l'extrémité (fig. 29*b-d*).

L'analyse de 20 figures des plus nettes, en ce qui concerne le nombre et la distribution des chiasmata, nous a fourni les résultats rassemblés dans le Tableau VII.

La comparaison des données de ce Tableau avec celles obtenues pour les plantes de Vimeiro et Redinha montre:

1) Que les petits bivalents ne terminalisent pas ici complètement. Cette différence ne résulte pas des bivalents PP et Pp, puisqu'ils se comportent comme dans les autres plantes, mais elle doit être attribuée au bivalent P. En effet, comme nous l'avons dit, il ne terminalise pas fréquemment.

Tableau VII

Fréquence et distribution des chiasmata à la métaphase I chez les plantes de S. Martinho do Pôrto.

Nombre de métaphases	Nombre total de bivalents	Nombre total de chiasmata	Nombre total de chiasmata intersticiels	Nombre total de chiasmata terminaux	Nombre moyen de chiasmata par bivalent	Nombre moyen de chiasmata intersticiels par bivalent	Nombre moyen de chiasmata terminaux par bivalent	Coefficient de terminalisation
Bivalents pris ensemble								
20	260	578	175	403	2,22	0,67	1,54	0,69
Bivalents longs (1 Ll, 1 Lp1, 1 Lp2, 1 Lp2, 2 Lp3, 1 lm)								
20	140	356	165	191	2,54	1,17	1,36	0,53
Bivalents courts (4 PP, 1 Pp, 1 P.)								
20	120	222	10	212	1,85	0,08	1,76	0,95

Ce comportement pourra être dû au fait que les deux éléments de la paire possèdent, vers l'extrémité des branches, des différences structurelles qui arrêtent la terminalisation;

2) Des chiasmata intersticiels sont assez fréquents à la métaphase I dans les bivalents longs. Sous ce point de vue, ces plantes se comportent d'une façon semblable à celles de Vimeiro (coefficients de terminalisation, respectivement, 0,53 et 0,44).

Tableau VIII

Association secondaire à la métaphase I montrée par les bivalents PP, Pp et P. chez les plantes de S. Martinho do Pôrto

Sans association (fig. 30 *a*)	$11_{II} + 1$ (2) (fig. 30 *b*)	$9_{II} + 2$ (2) (fig. 30 c)	$7_{II} + 3$ (2) (fig. 30 *d*)	Total
36	32	12	2	82
43,9 %	39 %	14,6 %	2,4 %	

L'observation des vues polaires nous a révélé, comme chez les plantes de Chiqueda, l'existence d'associations secon-

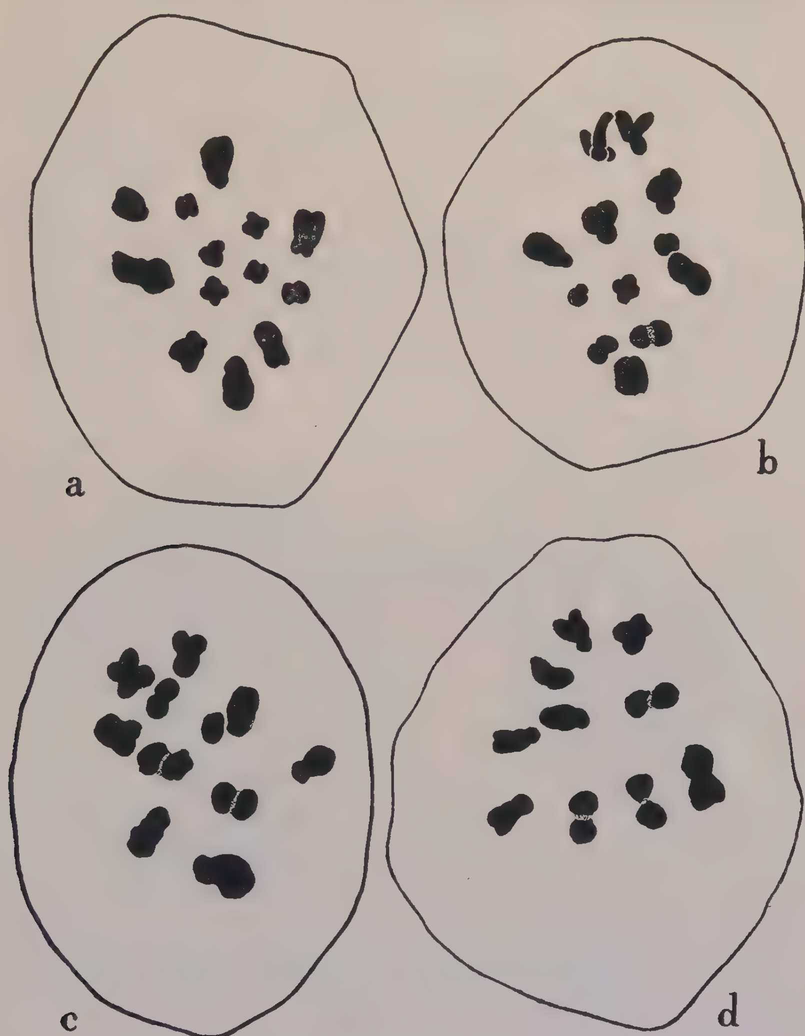


Fig. 30. — *N. Bulbocodium* L. de S. Martinho do Pôrto. *a-d*, Vues polaires de la métaphase hétérotypique. Explication dans le Tableau VIII. 2BE-V. G. × 1.600.

daires entre les petits bivalents (fig. 30 *a-d*). L'étude de 82 figures nous a offert les résultats contenus dans le Tableau VIII.

La comparaison des Tableaux VI et VIII montre que les données obtenues pour les plantes de Chiqueda et de S. Martinho do Pôrto s'accordent dans leurs lignes générales. Cependant, on peut remarquer que, chez les plantes de la dernière population, l'association est un peu moins accentuée que chez celles de Chiqueda. Cette discordance pourra peut-être révéler une plus grande différenciation structurelle des quatre garnitures réunis dans les plantes de S. Martinho do Pôrto.

Les chromosomes qui nous appelons courts sont, par rapport à ceux d'autres plantes, d'une taille considérable. Nos observations montrent donc que l'association secondaire peut avoir lieu entre des chromosomes d'une taille relativement grande.



Fig. 31. — *N. Bulbocodium* L. de S. Martinho do Pôrto. *a*, *b*, Télophases I montrant des ponts s'accompagnant de fragments acinétiques. C. A. × 1.600.

En ce qui concerne les longs chromosomes, nous n'avons trouvé que des figures extrêmement rares suggérant le phénomène. Cette différence s'explique (DARLINGTON, 1937, etc.) par les difficultés des mouvements des gros bivalents.

À l'anaphase I, nous avons constaté que la séparation

des chromatides avait lieu régulièrement. Quelques figures, cependant, nous ont montré des ponts. Ceux-ci étaient longs et s'accompagnaient de fragments acinétiques (fig. 31). Des ponts non accompagnés de fragments n'ont pas été trouvés.

La régularité de la méiose est mise en évidence par le fait que presque la totalité du pollen (96,3 °/o) est bien conformée (fig. 3, Pl. I).

5. *Les plantes de Pinhal do Valado*

Les plantes de cette population possèdent aussi 26 chromosomes somatiques, comme les figures 32 *a* et *b* le montrent.



Fig. 32. — *N. Bulbocodium* L. de Pinhal do Valado. *a*, Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. N.-V. G. × 2.750. *b*, Plaque dans un grain de pollen. C. A. × 2.100.

La méiose est régulière et le pollen présente à peu près 94,5 °/o de grains bien conformés (fig. 4, Pl. I).

6. *Les plantes de Foz do Arelho*

Au double point de vue du nombre et de la morphologie des chromosomes, ces plantes sont semblables à celles de Chiqueda, S. Martinho do Pôrto et Pinhal do Valado (fig. 33 *a*, *b*).

Comme les préparations de la méiose nous ont offert



Fig. 33. — *N. Bulbocodium* L. de Foz do Arelho. *a*, Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire; on distingue les deux chromosomes nucléolaires. N.-V. G. × 2.100. *b*, Métaphase de la première division du grain de pollen. C. A. × 1.950.

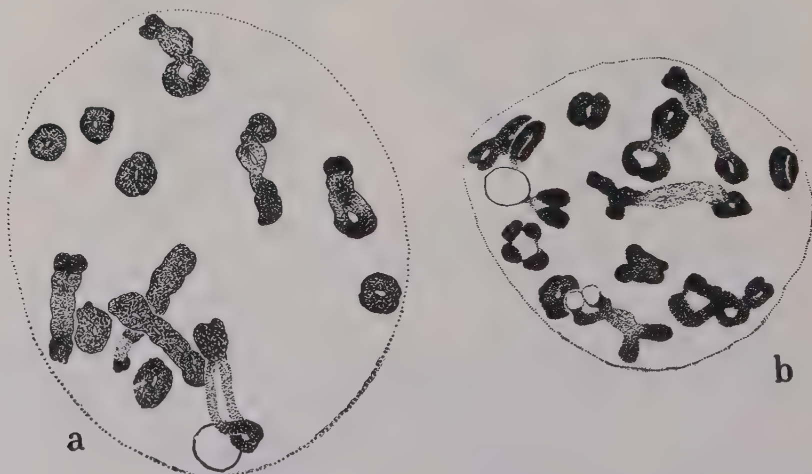


Fig. 34. — *N. Bulbocodium* L. de Foz do Arelho. *a*, Diacinèse normale à 13 bivalents. *b*, Diacinèse montrant un tétravalent formé par 4 des chromosomes PP. Remarquer que le chromosome nucléolaire est attaché au nucléole. C. A. × 1.000.

des diacinèses particulièrement nettes (fig. 34 *a*, *b*), nous

avons profité de ces plantes pour faire l'étude du degré d'association au moyen de chiasmata à ce stade. Parmi les centaines de figures observées, une seule (fig. 34*b*) nous a montré un tétravalent formé par quatre des chromosomes PP. Toutes les autres nous ont montré les 13 bivalents habituels. La formation de tétravalents est donc extrêmement rare chez les plantes à 26 chromosomes.

La méiose a lieu avec peu d'anomalies, comme le faible pourcentage de pollen imparfait l'a montré.

7. *Les plantes de Mira d'Aire*

Les plantes de cette station nous ont montré aussi 26 chromosomes dans les plaques des méristèmes radiculaires et 13 dans celles des grains de pollen (fig. 35).

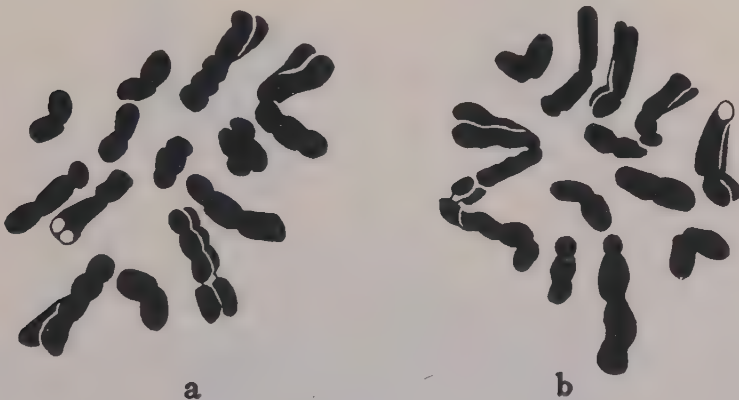


Fig. 35. — *N. Bulbocodium* L. de Mira d'Aire. *a*, *b*, Plaques équatoriales dans des grains de pollen; remarquer les chromosomes nucléolaires. C. A. × 1.950.

La méiose a lieu d'une façon semblable à celle des plantes de Chiqueda, S. Martinho do Pôrto, Pinhal do Valado et Foz do Arelho. Leur régularité est mise en évidence par le faible pourcentage (7 %) de grains de pollen mal conformés (fig. 5, Pl. I).

8. *Les plantes de Tapada d'Ajuda*

Ces plantes nous ont montré aussi 26 chromosomes somatiques (fig. 36*a*). Nous n'avons réussi à rencontrer aucune plaque nous montrant simultanément les deux



Fig. 36. — *N. Bulbocodium* L. de Tapada d'Ajuda. *a*, Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. *b*, Anaphase dont chaque groupe montre les deux chromosomes nucléolaires. N.-V. G. × 2.750.

chromosomes nucléolaires. Leur existence, cependant, a été mise en évidence dans quelques anaphases (fig. 36*b*).

9. *Les plantes de Parede*

Au point de vue caryologique, ces plantes sont semblables à toutes les autres possédant 26 chromosomes (fig. 37).



Fig. 37. — *N. Bulbocodium* L. de Parede. *a*, Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. *b*, Anaphase ; remarquer les chromosomes nucléolaires. N.-V. G. × 2.750.

10. *Les plantes de Raposeira*

L'idiogramme des plantes de cette station est semblable



Fig. 38. — *N. Bulbocodium* L. de Raposeira. Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire ; un seul chromosome nucléolaire est visible. N.-V. G. × 2.750.

à celui des autres pourvues de 26 chromosomes (fig. 38).

11. *Les plantes de Pontal*

Les figures 39*a* et *b* montrent que ces plantes sont caryologiquement semblables à celles dont la garniture est constituée par 26 chromosomes.

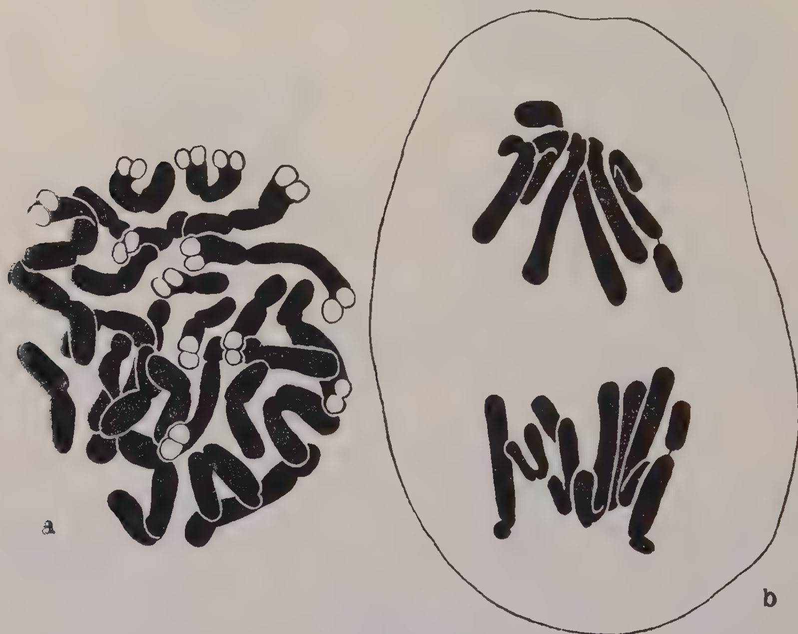


Fig. 39. — *N. Bulbocodium* L. de Pontal. *a*, Plaque dans une cellule du point végétatif de la racine. *b*, Anaphase. Malgré nos efforts, nous n'avons pas réussi à trouver des figures montrant simultanément les deux chromosomes nucléolaires. N.-V. G. × 2.750.

TAXONOMIE, ÉCOLOGIE ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Les plantes de Vimeiro ont été récoltées près du village de ce nom, où elles poussent sur le Néo-jurassique (J_4), sur un sol noir, argilo-humifère, ne donnant pas d'effervescence sous l'action de l'acide chlorhydrique et à pH = 5,6.

Par le fait que ces plantes (fig. 40) possèdent des bulbes aux écailles externes noirâtres, des feuilles dressées très minces (0,75 mm.), des tépales très étroites moins longues que la couronne, une couronne relativement étroite (15 mm. de longueur et 12 mm. de diamètre à l'ouverture) et des étamines incluses, elles correspondent entièrement à la variété *genuinus* de la sous-espèce *vulgaris* de PEREIRA COUTINHO (1939).

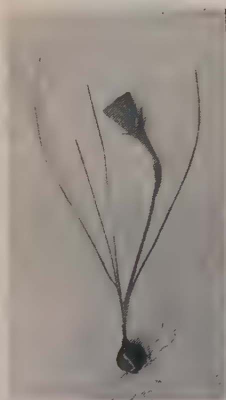


Fig. 40. — *N. Bulbocodium* L. de Vimeiro. 1/3 gr. nat.

Les plantes de Redinha ont été recueillies dans une localité du Pliocène située entre Redinha et Pombal, sur un sol marécageux (*lameiro*), noir, argilo-arénacé-humifère, ne donnant pas d'effervescence sous l'action de l'acide chlorhydrique et à pH = 5,5.

Les échantillons (fig. 41) diffèrent de ceux de Vimeiro par le fait qu'ils sont plus vigoureux, possèdent des feuilles (aussi dressées) plus larges (2-2,5 mm.) et une couronne plus longue et plus large (13-21 mm. de longueur et 18 mm. de diamètre à l'ouverture). Par leur taille, leurs feuilles dressées et larges et la longueur et la largeur de la couronne, ces plantes se rattachent à la variété *conspicuus* (Haw.).

La désagrégation des formations calcaires des Massifs de Pôrto de Moz et Serras d'Aire et Candeeiros (Lias — J_1 —, Dogger — J_2 — et Lusitanien — J_3 —) engendre un sol argilo-ferrugineux qui s'accumule dans les fentes ou bien sur les roches. Sur ce sol se développent tout d'abord des lichens et des mousses, auxquels succède une végétation herbacée. Par l'incorporation des restes des végétaux, l'argile se charge d'humus et ainsi prend naissance un sol plus ou moins humifié qui, bien qu'il se trouve sur un substratum calcaire, peut être pauvre ou même complètement dépourvu de carbonate de calcium.

N. Bulbocodium est assez fréquent dans cette zone montagneuse et, bien qu'il pousse aussi sur les pentes, son habitat d'élection semble correspondre aux plates-formes

qui encerclent les sommets dénués des monts, où il forme pour ainsi dire des prairies extrêmement belles (fig. 42).



Fig. 41. — *N. Bulbocodium* L. de Redinha.
1/3 gr. nat.

Dans cette région, des plantes ont été ramassées à Chiqueda et à Mira d'Aire (Ventas do Diabo).

À Chiqueda (versant Ouest de la Serra de Candeeiros), les plantes ont été récoltées sur un sol argileux, rouge-brunâtre, riche en humus, ne donnant pas d'effervescence

sous l'action de l'acide chlorhydrique et à pH = 6,2, provenant de la désintégration des roches calcaires du Lusitanien (J 3).

Par le fait que ces plantes (fig. 43) possèdent des



(A. DE B. MACHADO fot.)

Fig. 42. — *N. Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) au plateau de la Serra de Minde (Alvados, Pôrto de Moz).

bulbes aux écailles externes noirâtres, des feuilles incurvées ou étalées ou flexueuses de 1,5 mm. de largeur, des tépales moins longues que la couronne, des étamines incluses et une couronne « inflata, apice subcontracta » (13-15 mm. de longueur et 20-26 mm. de diamètre à l'ouverture), elles correspondent assez bien à la variété *obesus* (Salisb.) de la sous-espèce *vulgaris* de PEREIRA COUTINHO (1939).

À Mira d'Aire (Ventas do Diabo), les plantes ont été récoltées sur le sol argilo-humifié, à pH = 6,3 et 6,5 (détermi-



Fig. 43. — *N. Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) de Chiqueda. 1/3 gr. nat.

nations dans deux lots) des pentes du Dogger (J_2). Au point de vue morphologique (fig. 44), elles ressemblent entière-



Fig. 44. — *N. Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) de Mira d'Aire (Ventas do Diabo). 1/3 gr. nat.

ment aux plantes de Chiqueda. Elles devront donc être considérées comme appartenant aussi à la variété *obesus* (Salisb.).

À Pinhal do Valado, *N. Bulbocodium* forme de magnifiques tapis jaunes dans le sous-bois de la pinède, où il pousse sur le sol des dunes déjà fixées par les pins. Ce sol est considérablement humifié, ne donne pas de réaction décelant l'existence de carbonate de calcium et présente dans la rhizosphère des plantes une valeur de pH = 6.

Les plantes de cette localité (fig. 45) sont morphologiquement semblables à celles de Chiqueda et Mira d'Aire et, pour cette raison, elles peuvent se classer aussi dans la variété *obesus* (Salisb.).



Fig. 45. — *N. Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) de Pinhal do Valado. 1/3 gr. nat.

Les plantes de Foz do Arelho ont un habitat identique à celles de Pinhal do Valado. La pinède, cependant, y était plus jeune et, pour cette raison, les sables étaient moins consistants et la quantité d'humus était moindre. Le pH a présenté une valeur de 5,7. Les caractères de la morphologie externe indiquent, de toute évidence, qu'il s'agit aussi de *N. Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.).

À Pontal (Faro), les plantes ont été récoltées sur un terrain gris-jaunâtre, constitué par des sables du Pliocène et beaucoup d'argile (sol argilo-arénacé). Ce sol n'a pas donné d'effervescence sous l'action de l'acide chlorhydrique et la valeur obtenue pour son pH était de 7.

Par le fait que ces plantes n'ont pas fleuri jusqu'à pré-

sent dans nos cultures, nous n'avons pas encore fait leur étude morphologique détaillée. Cependant, les connaissances acquises par les observations faites au moment de la réception des échantillons nous permettent d'affirmer qu'elles doivent être aussi classées dans la variété *obesus* (Salisb.).

Comme un des auteurs (FERNANDES, 1934) l'a signalé, les plantes de S. Martinho do Pôrto vivent sur les falaises calcaires du Lusitanien (J_3), du côté de la mer. De cette



Fig. 46. — *N. Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) de S. Martinho do Pôrto. 1/3 gr. nat.

façon, elles se trouvent directement soumises à l'influence maritime et l'eau salée, finement pulvérisée, les arrose fréquemment.

Le sol sur lequel poussent ces plantes donne une effervescence très forte sous l'action de l'acide chorhydrique et il est constitué par un mélange de calcaire, argile et un peu d'humus. Son pH est relativement élevé (7,5).

Dans un travail antérieur, FERNANDES (1934) a donné une description de ces remarquables plantes (fig. 46), qui devront être aussi classées dans la variété *obesus* (Salisb.).

Les échantillons de Parede (Cascais) ont été récoltés sur un terrain rougeâtre, argilo-calcaire, provenant de la désagrégation des marnes du Crétacé (C_2). Il donne une forte effervescence sous l'action de l'acide chlorhydrique et la valeur de son pH est de 7.

Comme toutes les plantes antérieures, sauf celles de Vimeiro et Redinha, ces échantillons se rattachent à la variété *obesus* (Salisb.).

Les plantes de Tapada da Ajuda (Lisboa) croissent sur un sol calcaire-humifié, engendré par la désagrégation des calcaires existant disséminés dans la formation basaltique de Lisboa. Il donne une très forte effervescence sous l'action de l'acide chlorhydrique (teneur en carbonate de calcium = 29,11 %) et son pH présente une valeur de 7,8 (1).



Fig. 47. — *N. Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) de Tapada da Ajuda. Échantillons de l'Herbier de la « Estação Agronómica Nacional ». 1 3 gr. nat.

Les caractères de la morphologie externe indiquent que ces échantillons (fig. 47) appartiennent aussi à la variété *obesus* (Salisb.).

Les seules indications que nous avons réussi à obtenir en ce qui concerne l'écologie des plantes de Raposeira (Lagos) sont celles mentionnées sur l'étiquette des collecteurs (W. ROTHMALER et A. PINTO DA SILVA): « Algarve, Lagos, in graminosis, prope Raposeira, solo schistoso ».

Au point de vue morphologique, ces plantes (fig. 48) doivent aussi être classées dans la variété *obesus* (Salisb.).

D'après cet exposé, on voit que toutes les plantes à 26 chromosomes récoltées jusqu'à présent, bien qu'elles présentent quelque variabilité au point de vue morphologique, se rattachent au type défini par la variété *obesus* (*N. obesus* Salisb.).

---

(1) Ces déterminations ont été faites, à la demande de M. le Prof. J. DE CARVALHO E VASCONCELOS à qui nous avons demandé l'obtention de ces données, par M. le Prof. JAIME BOAVENTURA DE AZEVEDO. À ces collègues de l'« Instituto Superior de Agronomia » nous exprimons ici nos plus vifs remerciements.

En ce qui concerne les aptitudes écologiques, nous pourrons dire que cette variété est susceptible de vivre dans une certaine diversité d'habitats. Ceux-ci peuvent être rangés dans les catégories suivantes:

A. Massifs calcaires de Pôrto de Moz et Serras d'Aire et Candeeiros: populations de Mira d'Aire, Alvados et Chiqueda;

B. Sols arénacés des dunes, plus ou moins fixés par la pinède, et sables pliocènes: populations de Pinhal do Valado, Foz do Arelho et Pontal;

C. Formations calcaires de la région maritime: populations de S. Martinho do Pôrto, Parede (Cascais) et Tapada da Ajuda (Lisboa);

D. Prairies sur terrain schisteux: population de Raposeira.



Fig. 48. — *N. Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) de Raposeira (Lagos). Échantillons de l'Herbier de la « Estação Agronómica Nacional ». 1/3 gr. nat.

Les données obtenues en ce qui concerne la valeur du pH du sol de la rhizosphère des plantes sont rassemblées dans le Tableau IX.

Tableau IX

Valeurs du pH dans la rhizosphère de *Narcissus Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) (2n = 26)

Localité	Foz do Arelho	Pinhal do Valado	Chiqueda (Alcobaça)	Mira d'Aire (Ventas do Diabo)	Parede (Cascais)	Pontal (Faro)	S. Martinho do Pôrto	Tapada da Ajuda (Lisboa)
pH	5,7	6	6,2	6,3 et 6,5	7	7	7,5	7,8

Ce Tableau montre donc que *N. Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) pousse sur des sols à acidité modérée, sur les neutres et les alcalins. L'amplitude des valeurs se trouve comprise entre 5,7 et 7,8 (= 2,1), mais nous ne savons pas si ces valeurs sont des extrêmes.

Grâce aux observations de plusieurs auteurs (voir MÜNTZING, 1936; STEBBINS, 1940; TANAKA, 1940), on sait que la multiplication des garnitures chromosomiques peut engendrer, par suite des altérations chimiques qui l'accompagnent, la création de nouveaux types physiologiques. C'est-à-dire: les formes polyploïdes peuvent être différentes au point de vue physiologique des diploïdes qui les ont engendrées. De cette façon, on comprend que les polyploïdes puissent avoir des capacités écologiques différentes de celles des diploïdes.

On sait que la vie des plantes n'est possible qu'entre certaines valeurs de pH des solutions de leur rhizosphère. Pour cette raison, le pH du sol est un facteur dont l'influence sur la distribution des végétaux à la surface de la Terre doit être prépondérante. Étant donné que les polyploïdes représentent de nouveaux équilibres physiologiques, la question suivante se pose: ne posséderont-ils pas des capacités différentes de celles des diploïdes à l'égard de l'amplitude des valeurs de la concentration des ions d'hydrogène entre lesquelles leur vie est possible?

Pour répondre à cette question, nous avons fait la mensuration de la valeur du pH de la rhizosphère de plusieurs populations diploïdes. Les résultats obtenus se trouvent dans le Tableau X.

Tableau X

Valeurs du pH dans la rhizosphère de *Narcissus Bulbocodium* L. var. *genuinus* (2n = 14)

Localité	Pinhal de Marrocos	Casal do Frade	Fala	Mata do Escrabote	Rolão	Vale da Azenha	Rangel	Redonda	Casas Novas	Vimeiro (Alcobaça)	Oliveirinha	S. Paulo de Frades	Valongo
pH	3,7	4,38	4,4	4,6	4,7	4,7	5	5	5	5,6	5,6	6,2	6,2

La comparaison des Tableaux IX et X montre tout de suite que les aptitudes physiologiques des diploïdes et des formes à 26 chromosomes sont différentes, vu que les premiers croissent exclusivement sur des sols acides, tandis que les deuxièmes peuvent vivre sur des sols à acidité modérée, sur les neutres et les alcalins.

Étant donné que le nombre des localités étudiées au point de vue de la valeur du pH a été relativement élevé; que les formes diploïdes, représentées par la variété *genuinus* et la sous-espèce *nivalis* de PEREIRA COUTINHO (1939), ont leur habitat d'élection sur les sols marécageux, siliceux et acides des régions montagneuses; et que les formes à $2n = 26$ poussent surtout sur des sols qui ont toute probabilité d'offrir des valeurs de pH comparables à celles qui figurent dans le Tableau IX, il semble que nous pourrons conclure avec sûreté que la tétraploïdie a engendré chez *N. Bulbocodium* un nouveau type physiologique, susceptible de tolérer une amplitude de valeurs de pH comprise entre des limites différentes de celles où croissent les formes diploïdes. Cette capacité des formes à $2n = 26$ a été, comme nous le verrons plus loin, d'une grande importance pour la vie de l'espèce.

En dehors des populations étudiées au point de vue caryologique, nous avons trouvé dans les herbiers des échantillons d'autres localités appartenant aussi à la variété *obesus*. Ces localités sont les suivantes:

Berlengas et Farilhões
Environs de Tôrres Vedras
Sintra
Belas
Colares
Cacém
Belém
Serra de Monsanto
Alcântara (Cascais)
Cabo Espichel
Azeitão (Setúbal)
Pôrto de Lagos
S. Bartolomeu de Messines.

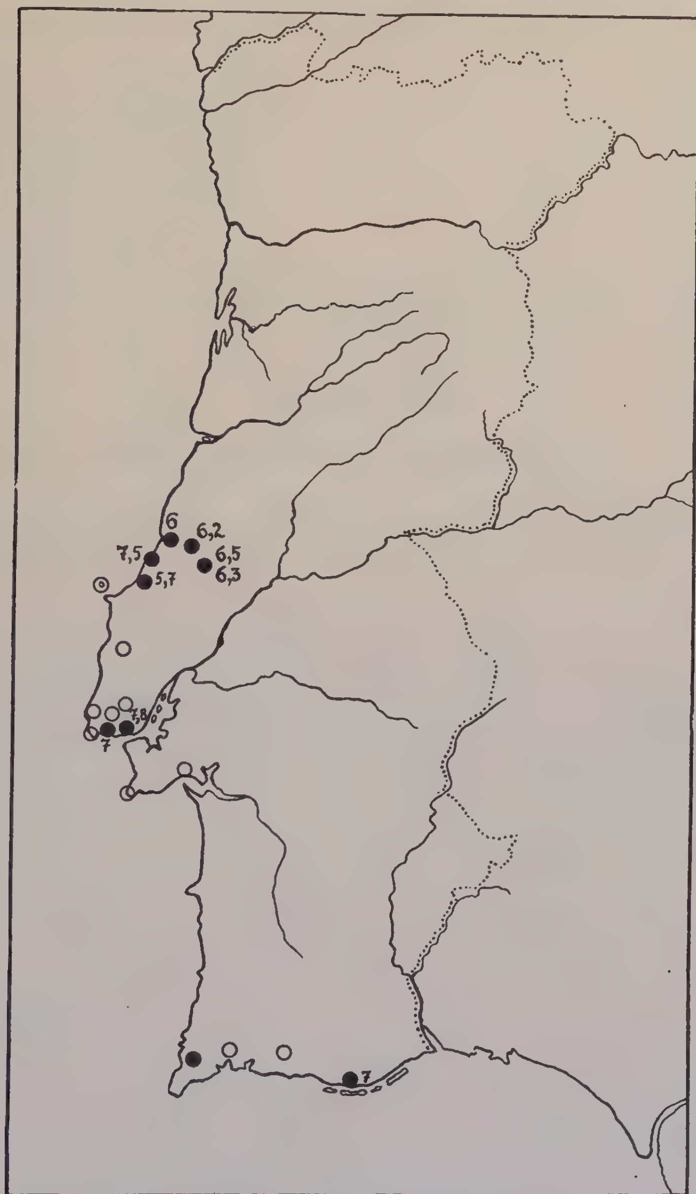


Fig. 49. — Répartition géographique de *N. Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.). Explication dans le texte.

Sur la carte de la figure 49, nous avons représenté par des cercles pleins les localités dont les plantes ont été étudiées caryologiquement (les valeurs du pH des rhizosphères respectives y sont aussi indiquées) et par des cercles en contour les autres localités dont l'étude caryologique des plantes n'a pas été accomplie. La distribution de ces localités suggère que les formes à $2n = 26$ (*N. Bulbocodium* var. *obesus*) doivent occuper l'aire constituée par une grande partie de la Province d'Estremadura et les régions côtières du Baixo Alentejo et de l'Algarve.

DISCUSSION

a) *L'origine des formes à 2n = 26*

La comparaison des garnitures des formes étudiées montre que des altérations structurelles et numériques ont eu lieu pendant l'évolution de *N. Bulbocodium*. La garniture la plus primitive est sans doute celle qui se trouve chez les plantes de Bobadela: $2\ Lp_1 + 2\ Lp_2 + 2\ Lp_3 + 2\ lm + 4\ PP + 2\ Pp'$. La garniture des échantillons de Vimeiro — $2\ Lp_1 + 2\ 'Lp_2 + 2\ Lp_3 + 2\ lm + 4\ PP + 2\ Pp'$ — a été vraisemblablement engendrée à partir de la primitive au moyen de la translocation, probablement réciproque, du satellite d'un des chromosomes Pp' vers l'extrémité distale de la branche L du chromosome Lp_2. Après l'apparition du chromosome $'Lp_2$, le hasard des croisements aurait réuni, dans une même garniture, deux chromosomes $'Lp_2$ et deux Pp'.

L'existence de ponts dans cette population montre de plus que quelques chromosomes longs portent des inversions. Les plantes de cette localité ont été donc engendrées à partir de la garniture primitive par suite d'altérations structurelles (translocations, inversions, etc.).

Chez les Narcisses, les formes tétraploïdes résultent, en général, du croisement de gamètes non-réduits, engendrés par suite d'irrégularités survenues au cours de la méiose (DE MOL, 1922, 1928*a, b*, 1937; FERNANDES, 1934, 1936, 1939*a, b*). Comme les plantes de Redinha possèdent 4 chromosomes Pp', elles doivent avoir été engendrées, par la conjugaison de gamètes non-réduits, à partir de plantes possédant une

garniture semblable à celle des plantes de Bobadela. Cependant, les deux garnitures diploïdes qui se sont réunies dans le zygote différaient au point de vue structurel, puisque nous avons trouvé dans cette population des plantes pourvues d'inversions, fait qui a été mis en évidence par l'apparition de ponts aux anaphases I et II.

Les plantes à $2n = 26$ révèlent une constitution hypo-tétraploïde par les caractères suivants:

1) Apparition dans leurs garnitures de deux paires chromosomiques Lp_2 et Lp_3 et quatre PP;
2) Formation occasionnelle de tétravalents;
3) Manifestation de phénomènes d'association secondaire assez nets entre les plus courts bivalents.

D'après ces faits, on peut conclure avec sûreté que ces plantes ont été engendrées à partir d'une forme tétraploïde à $2n = 28$.

La garniture des formes à $2n = 26$ — $2\ Ll + 2\ Lp_1 + 2\ \bar{L}p_2 + 2\ Lp_2 + 4\ Lp_3 + 2\ lm + 8\ PP + 2\ Pp + 2\ P.$ — montre, par rapport à celle des formes tétraploïdes — $4\ Lp_1 + 4\ Lp_2 + 4\ Lp_3 + 4\ lm + 8\ PP + 4\ Pp'$ —, les différences suivantes:

1) Un nombre chromosomique inférieur de deux unités;
2) Existence d'une seule paire Lp_1, lm et Pp;
3) Apparition de chromosomes des types Ll et P. qui n'existent pas chez les tétraploïdes;
4) Absence de chromosomes satellitifères Pp' et apparition d'un chromosome $\bar{L}p_2$, pourvu d'une constriction acinétique nucléolaire.

La diminution du nombre chromosomique de deux unités, l'apparition d'un chromosome nouveau Ll et l'existence d'une seule paire Lp_1 et lm peuvent s'expliquer de la façon suivante (voir fig. 50): — Il y avait, dans la garniture des tétraploïdes qui ont donné naissance aux formes à $2n = 26$, deux inversions: 1) La première, dans un chromosome lm, comporterait le centromère et intéresserait presque toute la branche m et une grande partie de la branche longue; 2) La deuxième, qui ne comporterait pas le centro-

mère, serait localisée sur la branche L d'un chromosome Lp_1, à une petite distance de la constriction primaire.

En s'accouplant avec un élément normal, le chromosome lm porteur de l'inversion mentionnée aurait engendré, au diplotène, deux chiasmata complémentaires dans l'inversion. Cette conformation du diplotène engendrerait, à l'anaphase I, deux chromosomes constitués par deux chromatides inégaux: un plus long, à branches presque égales, et un autre aussi presque isobrachial, mais à branches courtes. Ces chromosomes subiraient une disjonction normale.

En supposant que le chromosome Lp_1 s'accouplait aussi avec un élément normal et qu'au diplotène un seul chiasma dans la région invertie s'est formé, ce bivalent engendrerait, à l'anaphase I, deux chromatides normaux, un pont et un fragment acinétique assez long.

Dans les cellules-mères dans lesquelles ces phénomènes auraient eu lieu, nous trouverions aux pôles, après la rupture du pont, en dehors de 12 chromosomes normaux, deux autres, constitués, respectivement, de la façon suivante: 1) un chromatide presque isobrachial aux branches assez longues et un autre aussi presque isobrachial, mais aux branches beaucoup plus courtes; 2) un chromatide normal Lp_1 et un autre plus court, du type p., constitué par la branche p_1, le centromère et une petite portion de la région proximale de la branche L du chromosome Lp_1.

Le fragment acinétique, par le fait qu'il ne possède pas de centromère, resterait plus souvent éliminé dans le cytoplasme. À son tour, le chromosome engendré par le chromatide p. ne serait pas efficient par le fait qu'il lui manque un télomère. De cette façon, il pourrait engendrer des ponts anaphasiques assez courts, soit pendant la division II, soit pendant quelqu'une des divisions qui précèdent la formation des noyaux sexuels. Par suite de la formation de ces ponts courts, ce chromosome pourrait demeurer éliminé fréquemment dans le cytoplasme, où il deviendrait un micronoyau.

Étant données ces particularités, les cellules-mères dans lesquelles les phénomènes décrits auraient eu lieu

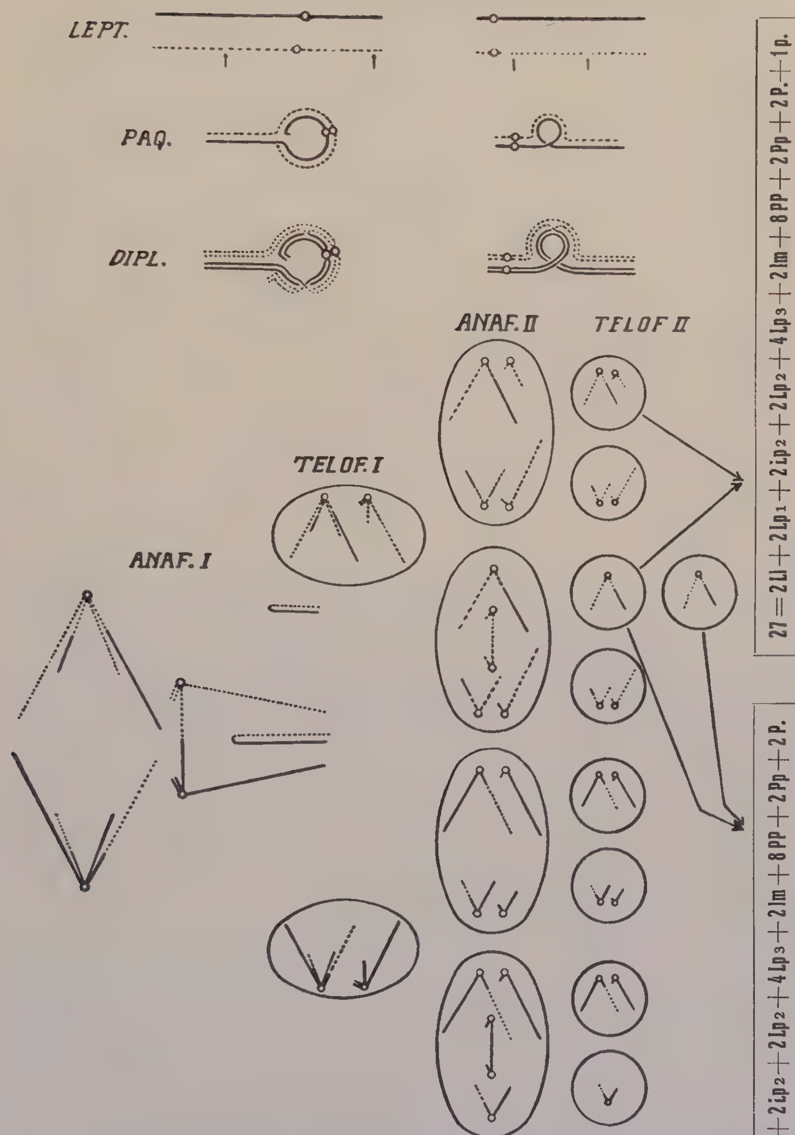


Fig. 50. — Schéma explicatif de l'hypothèse rendant compte de la dérivation des formes à 27 et à 26 chromosomes à partir des tétraploïdes (2n = 28). *Lept.*, Leptotène ; *Paq.*, Pachytène ; *Dipl.*, Diplotène ; *Anaf. I*, Anaphase de la division hétérotypique ; *Telof. I*, Télophase I ; *Anaf. II*, Anaphase II ; *Telof. II*, Télophase II. Les lignes pleines représentent les chromosomes normaux ; les lignes en pointillé les chromosomes porteurs d'inversion ; et les cercles les centromères. Les flèches indiquent les limites des inversions.

donneraient naissance aux types de gamètes représentés dans le schéma de la figure 50. Parmi ces gamètes, on en trouve un certain nombre ayant la constitution suivante: *a*) 14 chromosomes dont 1 Ll et 1 p.; *b*) 13 chromosomes dont 1 Ll (le chromosome p. y manque).

La conjugaison de gamètes appartenant à ces deux types engendrerait des plantes à 27 chromosomes, dont un des éléments serait un chromosome p.. Ce chromosome, peut-être, comme DARLINGTON (1940) le suppose, par le fait que son centromère ne serait pas adapté à transporter une charge aussi légère — nous rappelons qu'à ce chromosome manque presque toute une branche L, — ne s'orienterait pas assez souvent dans la plaque et serait fréquemment éliminé. D'autre part, ce chromosome, par le fait qu'il est dépourvu d'un télomère, engendrerait des ponts anaphasiques qui, étant assez courts, persisteraient assez souvent entre les groupes télophasiques sans y être inclus. Par suite de ces fréquentes éliminations, les plantes se présenteraient comme des mosaïques complexes de cellules à 27 et à 26 chromosomes.

La conjugaison de gamètes à 13 chromosomes (type *b*) engendrerait des plantes à 26 chromosomes, qui présenteraient, sauf celles pourvues de chromosomes longs rompus, une mitose régulière.

L'hypothèse que nous venons d'émettre nous explique donc assez bien l'origine des formes à $2n = 26$ et elle a été formulée d'après les faits suivants:

1) Existence fréquente d'inversions dans la garniture des formes tétraploïdes;

2) Apparition d'un chromosome Ll dont chaque branche possède une constriction acinétique sub-médiane.

Comme nous le savons, le chromosome lm possède une constriction acinétique sub-médiane sur la branche l. Si le chromosome Ll a été engendré au moyen du mécanisme contenu dans l'hypothèse, il doit présenter une constriction de ce type sur chacune des branches. L'analyse de ce chromosome montre que sa morphologie est conformément aux exigences de l'hypothèse.

La position des constrictions nous permet de dire que, bien que la constriction acinétique soit localisée près de la limite de l'inversion, elle n'est pas incluse dans la région invertie;

3) Manifestation de phénomènes d'attraction entre les extrémités des branches du bivalent Ll à la métaphase I.

Comme nous l'avons remarqué, le bivalent Ll présente quelquefois, à la métaphase I, des conformations qui peuvent s'expliquer en supposant qu'une force de la même nature que celle qui déclenche l'association secondaire attire les régions distales des deux branches des chromosomes accouplés. Cette attraction signifie sans doute que les régions distales des deux branches du même chromosome sont homologues, ce qui est en accord avec l'hypothèse (1);

4) Apparition de plantes dont les méristèmes radiculaires se présentent comme des mosaïques complexes de cellules à 27 et à 26 chromosomes.

L'élément surnuméraire des plaques à 27 est un chromosome p. qui présente un comportement spécial, tout à fait en accord avec les exigences de l'hypothèse.

L'apparition d'un chromosome P. peut s'expliquer au moyen de l'hypothèse suivante: — Les observations montrent que ce chromosome n'est qu'un élément Pp' modifié, puisque le bivalent qu'il engendre est encore susceptible de s'associer secondairement avec le bivalent Pp. Étant donné que leur branche courte est réduite à une petite tête dépourvue de satellite et qu'il y a des plantes diploïdes

(1) Étant donné que les régions distales des branches L et l doivent être homologues, nous devrions nous attendre à trouver à la division hétérotypique des figures montrant 14 éléments, dont deux pseudo-bivalents à chiasmata établis entre les régions distales des deux branches. Bien que nous ayons fait des observations assez intensives, nous n'avons jamais trouvé de telles figures. Ceci pourra peut-être s'expliquer de la façon suivante: l'attraction entre les branches de la paire est plus forte que l'attraction entre les régions distales homologues du même chromosome; pour cette raison et par le fait que chez les chromosomes isobrachiaux le contact s'établit tout d'abord vers les extrémités (DARLINGTON et LA COUR, 1940), les régions distales homologues n'auraient pas de chance de s'accoupler.

dont le chromosome Lp_2 porte un satellite à l'extrémité distale de la branche L, il est probable que le chromosome P. ait pris naissance au moyen d'une translocation réciproque entre la branche p' d'un chromosome Pp' et la branche L d'un autre Lp_2. Ce dernier aurait donné une très petite portion de l'extrémité distale de la branche L, tandis qu'il aurait reçu le satellite et une partie considérable de la branche courte du chromosome Pp'. Le hasard des croisements aurait réuni les deux chromosomes P..

Ensuite, le chromosome $'Lp_2$ aurait donné naissance au chromosome $\bar{L}p_2$ pourvu de constriction nucléolaire. Cette transformation pourrait avoir eu lieu au moyen de l'inversion d'une région comprenant le satellite, sauf le télomère distal, et une partie de l'extrémité distale de la branche L. Le fait que la région nucléologénique de ce nouveau chromosome est hétérochromatique comme le satellite parle en faveur de cette hypothèse. Le hasard des croisements aurait ensuite réuni, dans le même zygote, deux chromosomes de ce type.

Les autres éléments de la garniture présentent un aspect normal. Malgré ce fait, il est cependant probable que quelques-uns au moins aient subi aussi des altérations structurelles qui n'ont pas été révélées par cette étude.

L'explication que nous venons de donner sur l'origine de la garniture des formes à $2n = 26$ met en évidence *l'importance du rôle que les inversions peuvent jouer dans la diversification des garnitures, puisqu'elles sont ici responsables de la diminution du nombre des centromères ainsi que de la création de nouveaux types chromosomiques. Les translocations réciproques jouent aussi un rôle important.*

En résumé, nous pourrons dire que les formes à $2n = 26$ ont été engendrées à partir d'une forme tétraploïde par suite d'inversions et de translocations.

Étant donné que les observations de plusieurs auteurs (BELLING, 1921, 1925 *a*, *b*; DE MOL, 1921, 1923, 1929, 1933, 1934 *a*, *b*, 1936; BORGENSTAM, 1922; SAKAMURA et STOW, 1926; MICHAELIS, 1926, 1928; STOW, 1927; HEILBORN, 1930; CÂMARA,

1935, 1936, 1939; OEHLKERS, 1935, 1936; SAX, 1935, 1936; STRAUB, 1936, 1937 *a*, *b*, 1939; CASTRO, 1937; HASELWARTER, 1937; ZÜRN, 1937; etc.) ont montré que les chocs thermiques, ainsi que les basses et les hautes températures, peuvent influencer le cours de la méiose, en provoquant des anomalies se traduisant particulièrement par la formation de gamètes polyploïdes et par l'établissement d'altérations structurelles (translocations, inversions, déficiences, etc.), nous croyons que les variations de température auxquelles les Narcisses se trouvent soumis dans les conditions naturelles ont été les responsables de la différenciation des formes à $2n = 26$.

b) *Polyploïdie et chromosomes nucléolaires*

Parmi les formes diploïdes de *N. Bulbocodium*, nous avons trouvé jusqu'à présent des populations pourvues d'une seule paire Pp' (Bobadela, Covas do Douro, Valongo, etc.), d'autres (Pinhal de Marrocos, etc.) à 4 satellites aux extrémités distales d'autant de chromosomes Lp et d'autres encore (Vimeiro, Mata do Escrabote, etc.) à 2 Pp' et 2 $'Lp_2$. Dans tous les cas, le nombre et la position des nucléoles étaient en rapport avec les satellites (HEITZ, 1931; RESENDE, 1936, 1937, 1938, 1940).

Les tétraploïdes de Redinha nous ont montré 4 satellites aux extrémités des branches p des chromosomes Pp. Le nombre des nucléoles était en rapport avec celui des satellites. La constitution de ces plantes montre donc qu'elles ont été engendrées au moyen de la duplication d'un idiogramme semblable à celui des populations de Bobadela, Covas do Douro et Valongo. La tétraploïdie s'est donc accompagnée ici de la duplication du nombre des Sat-chromosomes et, par conséquent, du nombre des nucléoles.

Toutes les plantes à $2n = 26$ n'ont montré que deux chromosomes à constriction secondaire nucléologénique et le nombre de nucléoles correspondant. Donc, malgré la constitution hypo-tétraploïde de ces plantes, elles se comportent comme des diploïdes quant au nombre des chromosomes nucléolaires.

L'apparition de cette constitution pourra peut-être s'expliquer au moyen de quelqu'une des deux hypothèses suivantes: — 1) Les ancêtres tétraploïdes de ces plantes auraient été engendrés au moyen de la duplication d'un idiogramme semblable à celui trouvé chez les échantillons de Vimeiro (les données de la répartition géographique s'accordent avec ce point de vue). Pour cette raison, ils posséderaient 4 chromosomes 'Lp_2 et 4 Pp'. À cause d'une inversion (voir p. 108) apparue dans un chromosome 'Lp_2, un nouveau chromosome à constriction secondaire nucléologénique aurait pris naissance. Par suite probablement d'un effet de position, la région nucléologénique de ce nouveau chromosome aurait acquis une valence plus grande que toutes les autres. Les hasards des croisements auraient réuni deux chromosomes de ce type dont les régions nucléologéniques domineraient celles des autres 6 Sat-chromosomes; 2) Les chromosomes à constriction secondaire nucléologénique auraient été engendrés au moyen du mécanisme exposé dans l'hypothèse 1. Les autres 6 chromosomes nucléolaires auraient perdu la capacité d'organiser des nucléoles à cause de l'élimination de leurs régions nucléologéniques au cours des altérations structurelles qui ont eu lieu pendant les processus qui ont conduit à la différenciation des formes à $2n = 26$.

PARTHASARATHY (1939) croit probable que le chromosome satellitifère soit un type plus évolué que le chromosome nucléolaire à constriction secondaire. SIKKA (1940) dit que, bien que ce point de vue semble être justifié par les observations de CHEN (1936) chez les Protozoaires, il n'y a aucune preuve permettant de décider cette question. Nos observations montrent que le chromosome Lp_2 a été engendré à partir d'un autre satellitifère et que, par conséquent, le chromosome à constriction secondaire représente ici le type le plus évolué.

En se basant sur le principe que les plantes ou les animaux primairement diploïdes possèdent une seule paire de chromosomes satellitifères, GATES (1937, 1938) a beaucoup insisté sur la valeur qu'on doit attribuer au nombre

de chromosomes nucléolaires en ce qui concerne l'établissement de l'origine polyploïde de certaines espèces.

Les présentes observations montrent que, bien que fréquemment ces données nous amènent à des résultats exacts, nous devons être extrêmement prudents en ce qui concerne l'utilisation des renseignements fournis par le nombre des Sat-chromosomes ou des nucléoles comme indicateurs d'un certain degré de polyploïdie. Les raisons de cette affirmation sont les suivantes:

1) Manque de généralité du principe que toutes les garnitures monoploïdes possèdent un seul Sat-chromosome. Ce fait, signalé déjà par un des auteurs (FERNANDES) en 1935, a été aussi mentionné par RESENDE (1938). Comme exemples de garnitures monoploïdes possédant plus d'un Sat-chromosome, RESENDE (1938) indique presque une centaine d'espèces d'*Aloinae* et des espèces de *Vicia* et *Trillium*. À ces plantes nous pourrons ajouter des espèces des genres suivants: *Ribes* (MEURMAN, 1928), *Hordeum, Collinsia, Crepis, Polemonium, Drosophyllum* (HEITZ, 1931), *Opuntia* (STOCKWELL, 1935), *Narcissus* (FERNANDES, 1935), *Petunia* (MARTHALER, 1936), *Lactuca* (BABCOCK, STEBBINS et JENKINS, 1937), *Gilia* (FLORY, 1937), *Fritillaria* (FRANKEL, 1937), *Encephalartus, Cycas, Zamia, Ceratozamia, Dioon, Ephedra, Vesicaria* (RESENDE, 1937), *Haemanthus, Leucojum, Alstroemeria, Homalium* (SATÔ, 1938), *Paeonia* (SINOTÔ, 1938), *Clematis* (MEURMAN et THERMAN, 1939) et *Nigella* (PEREIRA, 1941).

Grâce au perfectionnement des techniques et au fait que les observations pour mettre en évidence les satellites sont devenues plus soigneuses, il est probable que cette liste soit bientôt bien plus longue;

2) Possibilité d'existence, parmi les individus diploïdes d'une même espèce, de variabilité concernant le nombre des Sat-chromosomes et des nucléoles respectifs;

3) Possibilité d'apparition dans les garnitures des tétraploïdes d'altérations structurelles qui puissent élever ou diminuer le nombre des chromosomes nucléolaires (cf. PARTHASARATHY, 1938);

4) Possibilité d'apparition chez les tétraploïdes de phénomènes d'amphiplastie. Leur occurrence devra être particulièrement fréquente chez les allotétraploïdes (cf. PARTHASARATHY, 1838).

c) *De la signification de l'établissement des formes à 2n = 26 pour la vie de l'espèce*

Dans les pages précédentes, nous avons vu que les formes à 2n = 26 présentent une méiose normale et que leur fertilité est élevée. Nous avons vu aussi que toutes les populations, sauf celle de Chiqueda, étaient homogènes. L'apparition chez la population de cette localité de plantes normales et d'autres à 27 chromosomes, dont l'élément surnuméraire est un chromosome p., nous amène à la conclusion que la variété *obesus* a pris naissance dans la région constituée par les Massifs de Pôrto de Moz et Serras d'Aire et Candeeiros.

Nous avons également vu que les formes à 2n = 26 représentent un nouveau type physiologique, susceptible de tolérer une amplitude de valeurs de pH, comprise entre des limites différentes de celles où croissent les diploïdes. Cette capacité physiologique a été de la plus haute importance pour la vie de l'espèce, puisqu'elle lui a permis d'élargir son aire de distribution par la conquête de nouvelles régions dans lesquelles la vie des diploïdes n'était peut-être pas possible.

Les données de la répartition géographique (FERNANDES, en préparation) montrent qu'au Portugal les formes diploïdes de *N. Bulbocodium* ont élargi leur aire de distribution en descendant les versants occidentaux des montagnes, en s'approchant ainsi des régions du littoral. Par le fait que ces plantes étaient particulièrement adaptées aux sols acides, les terrains à acidité modérée, les neutres et les basiques — les formations calcaires ont joué sans doute un rôle important à ce point de vue — ont constitué des obstacles sérieux à leur expansion.

Au voisinage des terrains mentionnés, des formes tétra-

ploïdes ont été engendrées (1). Par le fait que ces formes possédaient un optimum de pH plus élevé que les diploïdes, elles ont réussi à envahir les terrains à acidité modérée, les neutres et les alcalins, en laissant les diploïdes en arrière. Une de ces formes tétraploïdes, engendrée par la conjugaison de deux gamètes dont les garnitures différaient considérablement au point de vue structurel, s'est installée sur les Massifs calcaires de Pôrto de Moz et Serras d'Aire et Candeeiros. Après, la garniture de ce tétraploïde a subi des modifications structurelles par suite desquelles un nouveau type à 26 chromosomes a pris naissance. Ce nouveau type, pourvu d'un mécanisme méiotique assez régulier, a ensuite éliminé son ancêtre qui possédait une méiose irrégulière.

Après avoir colonisé les Massifs de Pôrto de Moz et Serras d'Aire et Candeeiros, il a avancé vers la plaine en réussissant à s'établir sur le sol arénacé de la région comprise entre Alcobaça et Nazaré. Ensuite, il a avancé vers le Sud et l'Ouest en arrivant au bord de la mer à S. Martinho do Pôrto. La marche vers le Sud s'est poursuivie et, petit à petit, il a gagné la zone côtière des Provinces d'Estremadura, Alentejo Litoral et Algarve.

---

(1) Les plantes diploïdes, par suite peut-être de l'action de chocs thermiques, engendrent fréquemment des gamètes non-réduits qui, en se fusionnant, donnent naissance à des zygotes polyploïdes. Comme ces chocs thermiques ont lieu sans doute un peu partout, des zygotes polyploïdes seront engendrés aussi un peu partout. Cependant, comme il est évident, les chocs seront plus fréquents dans les régions de transition climatique et, par conséquent, des zygotes de ce type y seront engendrés plus fréquemment. De cette façon, on peut comprendre la formation fréquente de zygotes polyploïdes à la base des zones montagneuses, c'est-à-dire, au commencement des régions plus basses qui dans notre pays conduisent jusqu'à la mer.

Une fois que les zygotes polyploïdes représentent de nouveaux équilibres physiologiques potentiels, leur développement ultérieur est sous la dépendance des facteurs écologiques et on peut comprendre ainsi que des polyploïdes puissent ne pas exister dans des régions dans lesquelles des zygotes de ce type sont engendrés.

Si les zygotes polyploïdes réussissent à se développer, plusieurs cas pourront avoir lieu: 1) être éliminés en concurrence avec les diploïdes; 2) engendrer des populations mixtes (des triploïdes y feront après leur apparition); 3) coloniser de nouvelles régions où la vie des diploïdes n'est pas possible. Par suite de ces relations, des distributions assez complexes peuvent résulter.

Quelques auteurs (voir POPOVICI, 1934) croient trouver une explication du problème de la calcicolie et de la calcifugie dans la réaction du sol.

Les formes diploïdes de *N. Bulbocodium* se trouvent surtout sur les sols siliceux acides et lorsqu'elles poussent sur des terrains à substratum calcaire, le sol y est dépourvu de carbonate de calcium et présente une réaction également acide. De cette façon, on pourra considérer ces formes diploïdes comme des silicicoles. Les formes à $2n = 26$, grâce à leur plus grande tolérance vis-à-vis de la concentration des ions d'hydrogène, poussent indifféremment sur les sols basiques calcaires et les acides siliceux. La polyploïdie a engendré donc ici une race indifférente à partir d'une silicicole.

Cependant, ou pourra concevoir que les choses n'aient pas toujours lieu d'une façon identique chez toutes les espèces. Ainsi, nous pourrons supposer que, dans quelques cas, des diploïdes silicicoles pourront engendrer des polyploïdes pouvant vivre exclusivement sur des sols basiques et que l'inverse aura lieu dans d'autres cas. S'il en était ainsi, le phénomène de la polyploïdie pourrait apporter, pour quelques cas au moins, une solution au problème des espèces et des races vicariantes: une des espèces ou des races représenterait la forme diploïde et l'autre la polyploïde.

Le cas de *N. Bulbocodium* que nous venons d'exposer montre donc un nouvel exemple des capacités dont les tétraploïdes (ou les formes dérivées) disposent et leur permettent d'occuper de nouvelles régions et élargir ainsi l'aire de l'espèce (cf. HAGERUP, 1932, 1933, 1938; SHIMOTOMAI, 1933; TISCHLER, 1934, 1937 *a*, *b*; MANTON, 1934; MÜNTZING, 1936; ROHWEDER, 1936, 1937; STEBBINS, 1940; TANAKA, 1940).

D'après l'exposé précédent, *N. Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) nous apparaît comme un type défini aux points de vue morphologique et caryologique. Il présente de plus une physiologie, une écologie et une répartition géographique distinctes de celles des autres formes. De cette façon, il nous semble qu'il devra être considéré tout au moins comme une sous-espèce au dedans de l'espèce collective *N. Bulbocodium* L.

En suivant ce point de vue, nous pourrons dire que la duplication chromosomique suivie de la diversification structurelle des garnitures présentes a engendré cette sous--espèce.

RÉSUMÉ

Ce travail a été fait dans le but d'éclaircir l'origine et la valeur taxonomique et écologique des formes de *Narcissus Bulbocodium* L. à 26 chromosomes. Pour y parvenir, nous avons étudié la morphologie des chromosomes somatiques, la méiose, la morphologie externe, l'écologie et la répartition géographique de plusieurs populations de plantes appartenant à ce type caryologique. L'étude de populations diploïdes et tétraploïdes a été aussi faite dans le but comparatif. Les résultats obtenus peuvent être ainsi résumés:

1. La population de Vimeiro est diploïde et son idiogramme est exprimé par la formule $2n = 14 = 2\ Lp_1 + 2\ 'Lp_2 + 2\ Lp_3 + 2\ lm + 4\ PP + 2\ Pp'$. La constitution satellitifère de cette population s'explique en supposant que les plantes sont des ségrégats du croisement entre des formes à 2 Pp' et d'autres à 4 'Lp. Sauf l'apparition de ponts engendrés par des chromosomes longs, la méiose a lieu régulièrement. Les bivalents courts terminalisent complètement, tandis que les longs montrent à la métaphase I beaucoup de chiasmata intersticiels, qui n'ont probablement pas subi de mouvement (MATHER, 1940).

2. La population de Redinha est constituée par des tétraploïdes dont l'idiogramme — $2n = 28 = 4\ Lp_1 + 4\ Lp_2 + 4\ Lp_3 + 4\ lm + 8\ PP + 4\ Pp'$ — montre qu'ils ont été engendrés par la duplication d'une garniture diploïde pourvue seulement de deux chromosomes Pp'.

Des tétravalents sont formés fréquemment (voir Tableau II). Les chromosomes courts PP et Pp forment des associations de ce type plus souvent que les chromosomes longs. Deux hypothèses ont été suggérées pour expliquer ce fait.

Une plante a été trouvée montrant un bivalent hété-

romorphique. L'étude des métaphases de la première division des microspores a montré une ségrégation des grains de pollen des deux types dans la proportion attendue de 1:1. L'élément anormal a été sans doute engendré par suite d'une translocation.

Une des deux plantes étudiées a montré une méiose régulière, tandis que l'autre nous a offert des ponts traduisant l'existence d'inversions dans les chromosomes longs.

3. Des populations à 26 chromosomes somatiques — $2n = 2\ Ll + 2\ Lp_1 + 2\ Lp_2 + 2\ Lp_2 + 4\ Lp_3 + 2\ lm + 8\ PP + 2\ Pp + 2\ P.$ — ont été trouvées aux localités suivantes: Chiqueda, Mira d'Aire, Pinhal do Valado, S. Martinho do Pôrto, Foz do Arelho, Tapada da Ajuda, Parede, Raposeira et Pontal. L'examen du matériel des Herbiers a montré, d'après les caractères de la morphologie externe, que les populations de beaucoup d'autres localités appartiennent aussi a ce type caryologique (voir p. 100).

4. Tandis que les autres populations étaient homogènes, celle de Chiqueda est constituée par des plantes normales et par d'autres qui étaient des mosaïques complexes de cellules à 26 et à 27 chromosomes. L'élément surnuméraire était un chromosome du type p. qui présentait un comportement particulier pendant la mitose (voir p. 64 et suivantes) par suite duquel il était fréquemment éliminé dans le cytoplasme, où il était converti en un micronoyau. Par le fait que ce chromosome engendre des ponts mitotiques assez courts résultant de la fusion des chromatides à l'extrémité proximale et que dans les plaques à 26 éléments il n'existe qu'une seule paire Lp_1, nous avons conclu que le chromosome p. ne possède qu'une extrémité et que la branche p correspond à la branche p_1 du chromosome Lp_1 et la tête à une petite portion de la branche L du même chromosome, qui a été séparée de la partie restante par suite d'une inversion localisée au voisinage du centromère.

Des plantes montrant seulement des ponts mitotiques longs et d'autres présentant simultanément des ponts courts et longs ont été aussi trouvées. Les ponts courts sont toujours engendrés par des éléments p. et les longs résul-

tent d'un chromosome Lp_3 dont la branche L a été rompue à la méiose.

L'observation a révélé que les ponts résultent de la fusion des bouts des chromonemata.

L'apparition de ponts mitotiques dans les méristèmes radiculaires de plantes âgées de plusieurs années montre que chez les Narcisses, en opposition avec ce qui arrive chez *Zea Mays*, les chromosomes rompus ne sont pas susceptibles de se «guérir» dans les cellules de l'embryon et qu'ils peuvent poursuivre indéfiniment, bien que d'une façon discontinue, le cycle fusion — pont — rupture — fusion.

L'analyse de trois racines, au point de vue du pourcentage de ponts longs, nous a donné des résultats assez proches (voir Tableau V). Une observation faite dans les racines d'une autre espèce — *N. odorus* — nous a cependant amené à une valeur assez différente. D'après ces résultats, nous croyons que les ponts mitotiques ne résultent pas de la non-reproduction des extrémités rompues, mais de la fusion accidentelle des chromonemata après leur division.

5. La formation de tétravalents chez les plantes à $2n = 26$ est extrêmement rare et, en dehors de l'apparition de ponts, la méiose ne présente pas d'anomalies.

Les bivalents des chromosomes courts présentent des associations secondaires à la métaphase I (voir Tableaux VI et VIII). L'association entre les bivalents PP est bien plus fréquente que celle entre les bivalents Pp et P.. Cependant, bien que morphologiquement différents, les derniers bivalents sont encore susceptibles de s'associer secondairement. Ce fait montre que le chromosome P. n'est qu'un élément Pp qui a subi des altérations structurelles.

À la métaphase I, le bivalent Ll présente presque toujours deux chiasmata — un intersticiel sub-médian et un autre terminal — sur chacune de ses branches. Souvent, il présente la forme d'une croix, mais quelquefois les régions terminales des branches se courbent vers la partie médiane. Cette courbure peut être plus ou moins accentuée et, dans les cas extrêmes, les bouts des deux branches se rencontrent. Ces images, en montrant que les régions distales des deux

branches s'attirent avec une force comparable à celle qui déclenche l'association secondaire, nous portent à croire que les régions distales des branches du même chromosome sont homologues. Donc, nous pourrons dire que des régions homologues d'un même chromosome peuvent s'attirer avec une force semblable à celle qui déclenche l'association secondaire de bivalents complètement ou partiellement homologues.

S'il en était ainsi, nous devrions nous attendre à voir apparaître des plaques à 14 éléments, dont deux pseudo-bivalents engendrés par chacun des chromosomes Ll. Or, ceci n'arrive point. Ce fait pourra être expliqué de la façon suivante: l'attraction entre les branches de la paire est plus forte que l'attraction entre les régions distales homologues du même chromosome; pour cette raison et par le fait que chez les chromosomes isobrachiaux l'accouplement commence vers les extrémités (DARLINGTON et LA COUR, 1940), les régions distales homologues n'auront pas de chance de s'accoupler.

La fréquence et la distribution des chiasmata à la métaphase I sont montrées dans le Tableau VII. Les bivalents courts, sauf celui de la paire P., terminalisent complètement. Les chromosomes longs, par contre, montrent assez fréquemment des chiasmata intersticiels, qui n'ont probablement pas subi de mouvement (MATHER, 1940).

Des ponts accompagnés de fragments acinétiques et d'autres sans fragments ont été trouvés. Ceux du premier type résultent probablement de l'occurrence de «crossing-over» dans des inversions, tandis que ceux du deuxième type résultent peut-être de chromosomes dépourvus d'une extrémité existant dans la garniture de quelques-unes des plantes étudiées. En dehors de ces rares anomalies, la méiose a lieu régulièrement avec la formation de 13_{II}, la presque totalité du pollen est bien conformée et les plantes montrent une fertilité normale.

6. Les plantes à 26 chromosomes sont des hypo-tétraploïdes, ce qui est montré par les faits suivants: 1) apparition dans leurs garnitures de deux paires chromosomiques

Lp_2 et Lp_3 et quatre PP; 2) formation occasionnelle de tétravalents; 3) manifestation de phénomènes d'association secondaire entre les bivalents courts (comme ces chromosomes sont relativement longs, nous pourrons dire que l'association secondaire peut avoir lieu entre des chromosomes d'une taille assez considérable).

7. La comparaison de la garniture des tétraploïdes avec celle des formes à $2n = 26$ et les particularités mitotiques et méiotiques de celles-ci nous ont amenés à conclure que ces plantes ont été engendrées à partir d'une forme tétraploïde dont la garniture possédait deux inversions: une, localisée sur un chromosome lm, comporterait le centromère et intéresserait la presque totalité de la branche m et une grande partie de la branche l (presque jusqu'à la constriction acinétique); l'autre ne comporterait pas le centromère et serait localisée sur la branche L d'un chromosome Lp_1, à une petite distance de la constriction primaire. Par suite de la formation de chiasmata dans ces inversions, des gamètes à 13 chromosomes, dont un du type Ll, auraient pris naissance. Ces gamètes, en se fusionnant, auraient engendré les formes à $2n = 26$ (voir fig. 50).

Par suite de l'inversion portée par le chromosome Lp_1, un chromosome p., dépourvu d'une extrémité, a été engendré. Ce chromosome, par le fait qu'il donne naissance à des ponts assez courts, est fréquemment éliminé au cours de la méiose et des divisions qui précèdent la formation des noyaux sexuels, ce qui conduit à la diminution du nombre des centromères. Les inversions peuvent donc jouer un rôle assez important en ce qui concerne la différenciation de nouveaux types chromosomiques et à la diminution du nombre des chromosomes.

En dehors des altérations provoquées par l'existence des inversions mentionnées, la garniture tétraploïde primitive a subi aussi d'autres modifications (translocations réciproques et inversions) qui ont conduit à la différenciation des chromosomes P. et Lp_2.

8. Nous croyons que les chocs thermiques sont l'agent naturel responsable de la formation de gamètes polyploïdes

ainsi que de l'établissement d'altérations structurelles. Nous lui attribuons donc la création des formes à 2n=26.

9. Les formes diploïdes de *N. Bulbocodium* L. montrent un considérable polymorphisme au point de vue satellitifère. Dans tous les cas, cependant, le nombre et la position des nucléoles étaient en rapport avec les satellites.

10. Chez la population de Redinha (2n=28), la duplication de la garniture s'est accompagnée de la duplication du nombre des satellites et, par conséquent, de celle du nombre des nucléoles.

11. Malgré la constitution hypo-tétraploïde des formes à 2n=26, elles ne présentent à la diplophase que deux nucléoles et un nombre identique de chromosomes nucléolaires. Ceux-ci sont du type à constriction secondaire et ils ont été probablement engendrés au moyen d'une inversion survenue dans un chromosome du type $'Lp_2$, qui se trouve chez quelques diploïdes.

12. Pour des raisons indiquées, nous avons conclu qu'il faut être extrêmement prudent en ce qui concerne l'utilisation des renseignements fournis par le nombre des chromosomes nucléolaires ou des nucléoles comme indicateurs d'un certain degré de polyploïdie.

13. Chez le *N. Bulbocodium* L. le chromosome à constriction secondaire nucléologénique représente un type plus évolué que le chromosome satellitifère.

14. En ce qui concerne les caractères de la morphologie externe, les plantes diploïdes de Vimeiro se rattachent à la variété *genuinus* de la sous-espèce *vulgaris* de PEREIRA COUTINHO; les tétraploïdes de Redinha correspondent à la variété *conspicuus* (*N. conspicuus* Haw.); et toutes les plantes à 2n=26 à la variété *obesus* (*N. obesus* Salisb.).

15. Les plantes à 2n=26 sont susceptibles de vivre dans une certaine diversité d'habitats, qui peuvent être ainsi classés:

A — Massifs calcaires non-maritimes;
B — Sols arénacés des dunes et sables pliocènes;
C — Formations calcaires du littoral;
D — Prairies sur des terrains schisteux.

16. Les formes diploïdes ne poussent que sur des sols nettement acides (voir Tableau X).

Les formes à $2n = 26$, par contre, croissent sur des sols à acidité modérée, sur les neutres et les alcalins. L'amplitude des valeurs observées jusqu'à présent dans les conditions naturelles se trouve entre 5,7 et 7,8 (voir Tableau IX. Ces dernières formes représentent donc, par rapport aux diploïdes, un nouveau type physiologique, susceptible de tolérer des valeurs de pH comprises entre des limites différentes de celles où poussent les diploïdes.

Les diploïdes sont donc des calcifuges (lorsqu'ils se trouvent sur des formations calcaires, le sol sur lequel ils poussent est dépourvu de carbonate de calcium et présente une réaction nettement acide), tandis que les formes à $2n = 26$ sont indifférentes, puisqu'elles peuvent vivre sur les sols siliceux ainsi que sur les calcaires.

La tétraploïdie a été ainsi accompagnée d'altérations physiologiques qui ont permis l'installation de l'espèce sur des sols alcalins.

17. Les données de la répartition géographique montrent que les formes à $2n = 26$ occupent une aire constituée par une grande partie de la Province d'Estremadura et les régions non-distantes de la mer du Baixo Alentejo et de l'Algarve.

18. Les données caryologiques (apparition à Chiqueda de plantes à chromosome surnuméraire p. et homogénéité de toutes les autres populations) et celles de la répartition géographique montrent que les formes à $2n = 26$ se sont différenciées dans la région constituée par les Massifs de Pôrto de Moz et Serras d'Aire et Candeeiros.

19. Les diploïdes ont élargi leur aire de distribution, en descendant les versants des montagnes de l'intérieur de

notre pays et gagnant les régions comprises entre celles-là et la mer.

Dans diverses régions, cependant, ils ont trouvé sur leur route l'obstacle des formations neutres et alcalines (le plus souvent calcaires). Au voisinage de celles-ci, des formes tétraploïdes auraient été engendrées. Ces formes auraient réussi à envahir ces terrains en laissant les diploïdes en arrière. Une de ces formes tétraploïdes a réussi à s'installer sur le Massif de Pôrto de Moz et Serras d'Aire et Candeeiros, où elle a engendré des formes à 2n = 26. Celles-ci, possédant une méiose plus régulière que leurs ancêtres, ont éliminé ces derniers et ont avancé vers l'Ouest et le Sud, finissant par coloniser l'aire mentionnée.

N. Bulbocodium L. var. *obesus* (Salisb.) contitue donc un nouvel exemple montrant l'importance que possède la polyploïdie en ce qui concerne la capacité de l'élargissement de l'aire des espèces.

20. Les formes à 2n = 26 nous apparaissent comme un type défini aux points de vue morphologique, physiologique, écologique, géographique et caryologique. Il devra donc être considéré tout au moins comme une sous-espèce distincte. De cette façon, nous pourrons dire que la tétraploïdie, accompagnée d'altérations structurelles, a créé cette entité taxonomique.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1. Chez le *Narcissus Bulbocodium* L., les chromosomes rompus n'ont pas la capacité de se «guérir» dans les cellules des embryons; bien que d'une façon discontinue, ils conservent indéfiniment le pouvoir de maintenir le cycle fusion — — pont — rupture — fusion.

2. La formation de ponts mitotiques résulte de la fusion des extrémités des chromonemata au point de la rupture. Cette fusion ne résulte pas probablement de la non-reprodution des extrémités, mais de la fusion accidentelle des bouts des chromonemata après leur division.

3. Des ponts à l'anaphase I non-accompagnés de fragment acinétique peuvent probablement résulter de l'existence dans les garnitures de chromosomes dépourvus d'une extrémité.

4. Les inversions peuvent jouer un rôle assez important en ce qui concerne la diminution du nombre de centromères et la création de nouveaux types chromosomiques.

5. L'association secondaire peut avoir lieu entre des chromosomes d'une taille relativement considérable.

6. Les régions homologues d'un même chromosome peuvent montrer des phénomènes d'attraction semblables à ceux qui provoquent l'association secondaire.

7. Par suite d'altérations structurelles survenues dans les garnitures des autotétraploïdes, ceux-ci peuvent acquérir une méiose dans laquelle seuls des bivalents sont engendrés. Ces formes se comportent donc comme des diploïdes.

8. Il faut être extrêmement prudent en ce qui concerne l'établissement du degré de polyploïdie d'une certaine forme en utilisant les données fournies seulement par le nombre des chromosomes nucléolaires ou des nucléoles.

9. Les chromosomes à constriction secondaire acinétique représentent, tout au moins dans certains cas, des types plus évolués que les chromosomes satellitifères.

10. La duplication du nombre des chromosomes suivie de la diminution de ce nombre et de quelques réarrangements chromosomiques ont engendré une nouvelle sous-espèce.

11. Les chocs thermiques ont été probablement les agents responsables de la différenciation des formes tétraploïdes et des altérations structurelles qui ont conduit aux formes à $2n = 26$.

12. Les polyploïdes (ou les formes dérivées) représentent, par rapport aux diploïdes, de nouveaux équilibres physiologiques relativement aux valeurs de la concentration des ions d'hydrogène du sol. Chez le *N. Bulbocodium* L.,

les diploïdes ne poussent que sur des sols acides, tandis que les formes à $2n = 26$ croissent sur des sols à acidité modérée, sur les neutres et les alcalins.

13. La polyploïdie pourra probablement apporter dans beaucoup de cas une explication au problème des espèees et des races vicariantes: une des espèces ou des races représenterait la forme diploïde, l'autre la polyploïde.

Chez le *N. Bulbocodium* L., cependant, la tétraploïdie a engendré des formes indifférentes, puisqu'elles poussent sur les sols siliceux acides ainsi que sur les calcaires alcalins.

14. Chez le *N. Bulbocodium* L., l'établissement de formes polyploïdes a joué un rôle assez important en ce qui concerne la vie et l'évolution de l'espèce.

BIBLIOGRAPHIE

BABCOCK, E. B., STEBBINS G. L. and JENKINS, J. A.

1937 Chromosomes and phylogeny in some genera of the *Crepidinae*. *Cytologia, Fujii jub. vol.*, 188-210.

BELLING, J.

1921 The behavior of homologous chromosomes in a triploid *Canna*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **7**, 197-201.

1925 a The origin of chromosomal mutations in *Uvularia*. *J. Genet.*, **15**, 245-266.

1925 *b* Production of triploid and tetraploid plants. *J. Hered.*, **16**, 463-464.

BHADURI, P. N.

1938 Root-tip smear technique and the differential staining of the nucleolus. *J. Roy. Micr. Soc.*, **58** (III S.), 120-124.

BORGENSTAM, E.

1922 Zur Zytologie der Gattung *Syringa* nebst Erörterungen über den Einfluss äusserer Faktoren auf die Kernteilungsvorgänge. *Ark. f. Bot.*, **17**.

CÂMARA, A.

1935 Efeitos das temperaturas elevadas sôbre os cromosomas meióticos do *Aloe arborescens* L. *Rev. Agronómica*, **23**, 280-318.

1936 Elementos para a indução de poliplóides no trigo. *An. Inst. Sup. Agron.*, **7**, 214-233.

1938 Beiträge zur Kenntnis des Spiralbaues der Chromosomen. *Z. I. A. V.*, **74**, 202-215.

1939 Efeitos do calor sôbre a microsporogénese do Secale-cereale. *Scientia Genetica*, **1**, 86-102.

CASTRO, D. De

1937 Estudo sôbre a influência do calor na meiose do centeio. *Rev. Agronómica*, **25**, 120-139.

CHEN, T. T.

1936 Observations on mitosis in Opalinids (Protozoa, Ciliata). II. The association of chromosomes and nucleoli. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **22**, 602-607.

COUTINHO, A. X. P.

1939 *Flora de Portugal* 2.ª Ed., Bertrand (Irmãos), Ltd.ª, Lisboa.

DARLINGTON, C. D.

1936 Crossing-over and its mechanical relationships in *Chorthippus* and *Stauroderus*. *J. Genet.*, **33**, 465-500.

1937 *Recent advances in cytology* 2nd ed., J. and A. Churchill Ltd., London.

1940 The origin of iso-chromosomes. *J. Genet.*, **39**, 351-361.

DARLINGTON, C. D. and LA COUR, L.

1940 The causal sequence of meiosis. III. The effect of hybridity on male and female cells in *Lilium*. *J. Genet.*, **41**, 49-64.

DARLINGTON, C. D. and UPCOTT, M. B.

1941 Spontaneous chromosome change. *J. Genet.*, **41**, 297-338.

FERNANDES, A.

1931 Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas. *Bol. Soc. Broteriana*, **7** (II série), 3-110.

1933 Novos estudos cariológicos no género *Narcissus* L. *Rev. da Faculdade de Ciências da Universidade de Coimbra*, **3**.

1934 Nouvelles études caryologiques sur le genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Broteriana*, **9** (II série), 3-195.

1935 Les satellites chez *Narcissus reflexus* Brot. et *N. triandrus* L. I. Les satellites des métaphases somatiques. *Bol. Soc. Broteriana*, **10** (II série), 249-277.

1936 *a* La mixoploïdie chez *Narcissus reflexus* Brot. *Bol. Soc. Broteriana*, **11** (II série), 27-42.

1936 *b* Les satellites chez les Narcisses. II. Les satellites pendant la mitose. *Bol. Soc. Broteriana*, **11** (II série), 87-146.

1939 *a* Sur l'origine du *Narcissus jonquilloides* Willk. *Scientia Genetica*, **1**, 16-61.

1939 *b* Sur la caryo-systématique du groupe *Jonquilla* du genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Broteriana*, **13** (II série), 487-544.

FLORY, W. S.

1937 Chromosome numbers in the *Polemoniaceae*. *Cytologia, Fujii jub. vol.*, 171-180.

FRANKEL, O. H.

1937 *a* The nucleolar cycle in some species of *Fritillaria*. *Cytologia*, **8**, 37-47.

1937 *b* Inversions in *Fritillaria*. *J. Genet.*, **34**, 447-462.

GATES, R. R.

1937 The discovery of the relation between the nucleolus and the chromosomes. *Cytologia, Fujii jub. vol.*, 977-986.

1938 The structure of the chromosome. *J. Roy. Micr. Soc.*, **58**, 97-111.

HAGERUP, O.

1932 Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. *Hereditas*, **16**, 19-40.

1933 Studies on polyploid ecotypes in *Vaccinium uliginosum* L. *Hereditas*, **18**, 122-128.

1938 Studies on the significance of Polyploidie. II. *Orchis*. *Hereditas*, **24**, 258-264.

HAKANSSON, A.

1940 Die Meiosis bei haploiden Pflanzen von *Godetia Whitneyi*. *Hereditas*, **26**, 411-429.

HASELWARTER, A.

1937 Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis V. *Zeits. f. Bot.*, **31**, 273-328.

HEILBORN, O.

1930 Temperatur und Chromosomenkonjugation. *Sv. Bot. Tidskr.*, **24**, 12-25.

HEITZ, E.

1931 Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nukleolen. *Planta*, **12**, 775-844.

LA COUR, L.

1931 Improvements in everyday technique in plant cytology. *J. Roy. Micr. Soc.*, **51**, 119-126.

1937 Improvements in plant cytological technique *Bot. Rev.*, **3**, 241-258.

MANTON, I.

1934 The problem of *Biscutella laevigata* L. *Z. I. A. V.*, **67**, 41-57.

MARTHALER

1936 Citation de GATES, 1938.

MATHER, K.

1940 The determination of position in crossing-over. III. The evidence of metaphase chiasmata. *J. Genet.*, **39**, 205-223.

McCLINTOCK, B.

1938 The fusion of broken ends of sister half-chromatids following chromatid breakage at meiotic anaphases. *Res. Bull. Missouri agric. Exp. Sta.* n.º 290, 1-48.

1939 The behavior in successive nuclear divisions of a chromosome broken at meiosis. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash.*, **25**, 405-416.

1941 The stability of broken ends of chromosomes in *Zea Mays*. *Genetics*, **26**, 234-282.

MEURMAN, O.

1928 Cytological studies in the genus *Ribes* L. *Hereditas*, **11**, 289-356.

MEURMAN, O. and THERMAN, E.

1939 Studies on the chromosome morphology and structural hybridity in the genus *Clematis*. *Cytologia*, **10**, 1-14.

MICHAELIS, P.

1926 Über den Einfluss der Kälte auf die Reduktionsteilung von *Epilobium*. *Planta*, **1**, 569-582,

MICHAELIS, P.

1928 Über die experimentelle Erzeugung heteroploider Pflanzen bei *Epilobium* und *Oenothera*. *Biol. Zentralbl.*, **48**, 370-374.

MOL, W. E. De

1921 On the influence of circunstances of culture on the babitus and partial sterility of the pollen-grains of *Hyacynthus orientalis*. *Proc. Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam*, **23**, 1289-1302.

1922 The disappearance of the diploid and triploid magnicoronati *Narcissi* from the larger cultures and the appearance in their place of tetraploid forms. *Proc. Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam*, **25**, 216-220.

1923 Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance. *Genetica*, **5**, 225-272.

1928*a* Kurze Notiz betreffs der Duplikation der Kerne der Pollenkörner von *Narcissus poeticus*. *Weekblad voor Bloembollencultuur*, 4 Mai.

1928*b* Eine neue Veredlungsmethode. (Das zielbewusste Benutzen mehrchromosomiger Befruchtungskerne). *Weekblad voor Bloembollencultuur*, 20 Juli.

1929 The originating of diploid and tetraploid pollen grains in Duc van Thol-Tulips (*Tulipa suaveolens*) dependent on the method of culture applied. *Genetica*, **11**, 119-212.

1932*a* Veredeling van Bolgewassen. *Natuur en Techniek*, **2**, 139-146.

1932*b* Die Veredlung von Zierpflanzen und das Zusammenwirken des wissenschaftlichen Forschers mit dem Züchter bei der Veredelung. *Der Züchter*, **4**, 61-66.

1933 Die Entstehungweise anormaler Pollenkörner bei Hyazinthen, Tulpen und Narzissen. *Cytologia*, **5**, 31-65.

1934*a* Näheres über das Vorfinden nebst dem experimentellen Hervorrufen mehrchomosomiger und embryosackartiger Pollenkörner bei diploiden und heteroploiden holländischen Hyazinthenvarietäten. *Cytologia*, **5**, 204-229.

1934*b* Drei aufeinanderfolgende Jhare der Mutation und Modifikation bei Hyazinthen, nach kalten Aufbewahren während des Zellteilungsprozesses zur Blütenbildung. *La Cellule*, **43**, 131-146.

1936 Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf das Entstehen von Modificationen und Mutationen bei niederländischen Hyazinthenvarietäten. *Die Gartenbauwissenschaft*, **10**, 184-214.

1937 D'un hybride d'espèces de *Narcissus* et de sa mutation somatique à la duplication du nombre des chromosomes et des nucléoles. *Cytologia*, *Fujii jub. vol.*, 633-640.

MÜNTZING, A.

1934 Chromosome fragmentation in a *Crepis* hybrid. *Hereditas*, **19**, 284-302.

1936 The evolutionary significance of autopolyp'oidy. *Hereditas*, **21**, 263-378.

OEHLKERS, F.

1935 Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis I. *Zeits. f. Bot.*, **29**,1-53.

1936 Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis III. *Zeits. f. Bot.*, **30**, 253-276.

PARTHASARATHY, N.

1938 Cytological studies in *Oryzeae* and *Phalarideae*. II. Further studies in *Oryza*. *Cytologia*, **9**, 307-318.

1939 Cytological studies in *Phalarideae*. *Ann. Bot.*, **3** (N. S.), 43-76.

PEREIRA, A. L.

1941 Contribuïção ao conhecimento cariológico do género *Nigella* L. *I. Congr. Nac. Cien. Nat.*, Lisboa.

POPOVICI, H.

1934 Étude chimique de la calcicolie et calcifugie de quelques espèces végétales. *Bull. Soc. Bot. Genève*, **25** (2ème série), 123-197.

RESENDE, F.

1936 Die SAT-Chromosomen bei den *Aloinae*. *Ber. deuts. bot. Ges.*, **54**, 124-126.

1937 Über die Ubiquität der SAT-Chromosomen bei den Blütenpflanzen. *Planta*, **26**, 757-807.

1938 Nucleoli and Sat-chromosomes. *Bol. Soc. Broteriana*, **13** (II série), 391-424.

1940 Über die Chromosomenstruktur in der Mitose der Wurzelspitzen. II. Sat-differenzierungen, Spiralbau und Chromonemata. *Chromosoma*, **1**, 486-520.

RIBBANDS, C. R.

1937 The consequences of structural hybridity at meiosis in *Lilium* × *testaceum*. *J. Genet.*, **35**, 1-24.

RICHARDSON, M. M.

1936 Structural hybridity in *Lilium Martagon album* × *L. Hansonii*. *J. Genet.*, **32**, 411-450.

ROHWEDER, H.

1936 Die Bedeutung der Polyploidie für die Anpassung der Angiospermen an die Kalkegebiete Schleswig-Holsteins. *Beih. Bot. Centralbl.*, **54**, 507-519.

1937 Versuch zur Erfassung der mengenmässiger Bedeckung des Darss und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Ein Beitrag zur Bedeutung der Polyploidie bei der Eroberung neuer Lebensräume. *Planta*, **27**, 500-549.

SAKAMURA, T. und STOW, I.

1926 Über die experimentell veranlasste Entstehung von keimfähigen Pollenkörnern mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Jap. J. Bot.*, **3**, 111-137.

SATÔ, D.

1938 Karyotype alteration and phylogeny. IV. Karyotypes in *Amaryllidaceae* with special reference to the Sat-chromosomes. *Cytologia*, **9**, 203-242.

SAX, K.

1935 The effect of temperature on nuclear differentiation in microspore development. *J. Arn. Arb.*, **16**, 301-310.

1936 The experimental production of polyploidy. *J. Arn. Arb.*, **17**, 153-159.

SEMMENS, C. S. and BHADURI, P. N.

1939 A technique for differential staining of nucleoli and chromosomes *Stain Tech.*, **14**, 1-5.

SHIMOTOMAI, N.

1933 Zur Karyogenetik der Gattung *Chrysanthemum*. *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B., Div. 2*, **2**, 1-100.

SIKKA, S. M.

1940 Study of the somatic chromosomes in *Narcissus*. *Ann. Bot.* **4** (N. S.), 427-464.

SINOTÔ, Y.

1938 Karyotype analysis in *Paeonia*. I. *Cytologia*, **9**, 254-271.

STEBBINS, G. L.

1940 The significance of polyploidy in plant evolution. *Amer. Nat.*, **74**, 54-66.

STOCKWELL, P.

1935 Chromosome numbers of some of the *Cactaceae*. *Bot. Gaz.*, **96**, 565-570.

STOW, I.

1927 A cytological study on pollen sterility in *Solanum tuberosum* L. *Jap. J. Bot.*, **3**, 217-238.

STRAUB, J.

1936 Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis II. *Zeits. f. Bot.*, **30**, 1-57.

1937 *a* Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis VII. Die Abhängigkeit der chiasmabildung bei *Vicia Faba* und *Campanula persicifolia* von äusseren Bedingungen. *Zeits. f. Bot.*, **32**, 225-268.

1937 *b* Die Wirkung von Temperaturstössen auf die Reduktionsteilung. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über die Meiosis von *Gasteria trigona*. *Ber. deut. Bot. Ges.*, **55**, 160-166.

1939 Polyploidieauslösung durch Temperaturwirkungen (Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der reproductiven Phase von *Gasteria*). *Zeits. f. Bot.*, **34**, 385-481.

TANAKA, N.

1940 Chromosome studies in *Cyperaceae*, VIII. Meiosis in diploid and tetraploid forms of *Carex siderosticta* Hance. *Cytologia*, **11**, 282-310.

TISCHLER, G.

1934 Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. *Bot. Jahrbücher*, **67**, 1-36.

1937 *a* On some problems of cytotaxonomy and citoecology. *Indian Bot. Soc.*, **16**, 165-169.

1937 *b* Die Halligenflora der Nordsee im Lichte cytologischer Forschung. *Cytologia, Fujii jub. vol.*, 162-170.

UPCOTT, M.

1937 The genetic structure of *Tulipa*. II. Structural hybridity. *J. Genet.*, **34**, 339-398.

ZÜRN, K.

1937 Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis IV. *Zeits. f. Bot.*, **30**, 577-603.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

PLANCHE I

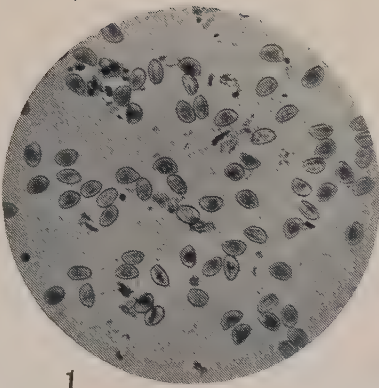
Fig. 1. — *Narcissus Bulbocodium* L. de Redinha (2n = 28). Grains de pollen. C. A.

Fig. 2. — *Narcissus Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) de Chiqueda (2n = 26). Grains de pollen. C. A.

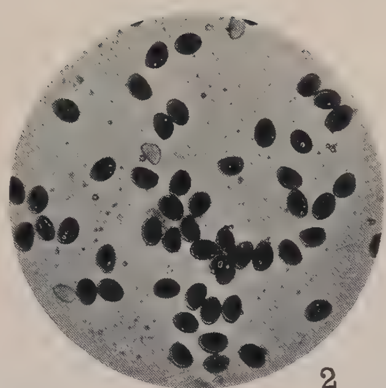
Fig. 3. — *Narcissus Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) de S. Martinho do Pôrto (2n = 26). Grains de pollen. C. A.

Fig. 4. — *Narcissus Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) de Pinhal do Valado (2n = 26). Grains de pollen. C. A.

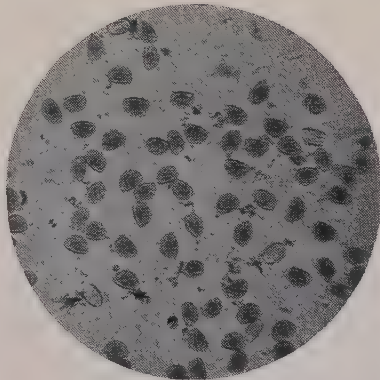
Fig. 5. — *Narcissus Bulbocodium* L. var. *obesus* (Salisb.) de Mira d'Aire (2n = 26). Grains de pollen. C. A.



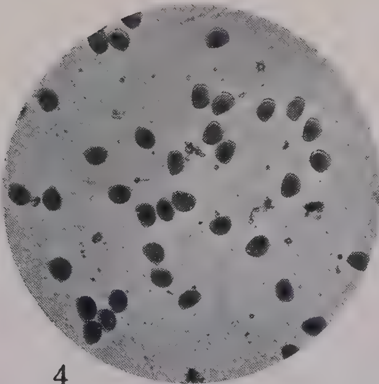
1



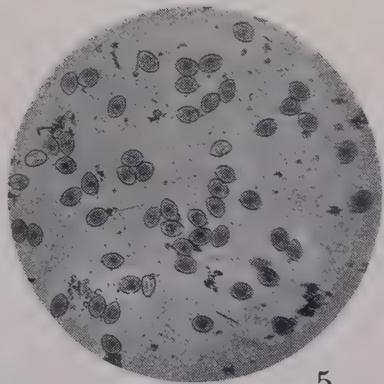
2



3



4



5

ÁRVORES DE PORTUGAL

por

W. ROTHMALER (Berlin-Dahlem)

Recebido para publicação em 12 de Junho de 1941.

A silvicultura portuguesa deve primeiro que tudo conhecer bem as árvores florestais do país sob os pontos de vista florístico, ecológico e sistemático. — Nestes capítulos basilares, há imenso que fazer, pois que até a sistemática das árvores indígenas não está ainda feita, ou o que há é muito incompleto —. Depois deve estudar as qualidades das madeiras atendendo à técnica e à indústria modernas. Tendo feito de tudo isto um estudo perfeito, poderá e deverá estudar as qualidades das espécies de países vizinhos ou mesmo exóticos e ver se há vantagem em introduzir qualquer delas em Portugal. Êste estudo tem de ser feito com muita cautela e constituïrá um problema especial em cada um dos casos. O cuidado tem de ser tanto maior quanto é certo que o resultado só será conhecido depois de muitos anos. Há que investigar das doenças das plantas introduzidas e das que estas podem trazer para as plantas indígenas; averiguar da sua actuação sôbre os solos, etc. Os defeitos da cultura outrora exagerada da *Picea* na Alemanha, ou do pinheiro bravo e do eucalipto em Portugal, são hoje do conhecimento de todos. Não é o crescimento vigoroso, que muitas vezes se observa na primeira geração das espécies introduzidas, o factor que determina o seu valor. A grande produção também nos não deve fascinar. A influência que a árvore exerce sôbre o solo é, por exemplo, muito mais importante. Acabemos de uma vez para sempre com plantações que interessem apenas ao capitalista. Uma silvicultura consciente tem que trabalhar para a felicidade das gerações vindouras. Boas florestas,

melhor solo, melhor clima, melhores produções, elevação do nível de vida das populações é o que a actual silvicultura portuguesa deve preparar para as gerações futuras. E o quanto as lindas matas *indígenas* contribuem para as belezas naturais dum país não deve, de modo nenhum, esquecer ao silvicultor.

Êste intróito justificará a modéstia do presente trabalho que só pretende ser uma leve contribuïção para o conhecimento taxonómico e nomenclatural de algumas espécies florestais portuguesas. Por êle avaliará o leitor interessado o quanto há a fazer. O autor, que, como estrangeiro, tem um amor especial a Portugal e à sua flora, considerar-se-à feliz e dará por bem empregado o seu tempo se êste pequeno trabalho constituir estímulo para o estudo progressivo das árvores portuguesas de interêsse florestal, tanto sob o ponto de vista industrial como botânico.

Pôsto isto, passemos à revisão sistemática de algumas árvores florestais e principiemos pelo grupo mais importante—as resinosas ou coníferas:

Taxus baccata L.

Queremos dizer alguma coisa do teixo, a-pesar-de se tratar duma espécie de pouca importância florestal e de valor económico quási nulo. Trata-se, porém, duma árvore muito bonita e que produz uma madeira excelente. É pena que a lentidão do seu crescimento seja tal que não haja vantagem prática na sua cultura. A meu ver, porém, não seria talvez desacertado plantarem-se algumas destas árvores nas serras mais altas do país, acima de 1.000 metros de altitude. É aí que se dá melhor, junto ao bidoeiro. Encontra-se ainda hoje um ou outro exemplar secular, queimado e meio destruído, na Serra do Gerez e no Alto Trás-os-Montes. Êles são as testemunhas das antigas eras cavalheirescas, quando se usava a sua madeira para os arcos e arcabuzes.

Ao silvicultor, porém, interessam mais os pinheiros,

que realmente têm para Portugal um dos lugares mais destacados na produção florestal.

Pinus syrtica Thore

A espécie mais propagada, mais usada e — *last not least* — da qual mais se abusa é o pinheiro bravo, cuja plantação foi iniciada na época de D. Diniz. Talvez por isso se tenha pensado que se trata de uma espécie não espontânea em Portugal, mas originária da região das Landas francesas. Em França julgou-se também que não era ali espontânea.

Actualmente pode dizer-se qualquer coisa de mais concreto sôbre êste assunto: sabe-se que o pinheiro bravo é uma espécie endémica das costas atlânticas, com uma área de distribuïção que se estende desde o sudoeste da França até ao Tejo, e que ela difere absolutamente da espécie mediterrânica chamada *Pinus Pinaster* ou *maritima*.

Já os autores prelineanos consideraram aqui duas espécies distintas, mas, como LINEU reüniu a maior parte dos pinheiros europeus no seu *P. silvestris*, desapareceram êsses conhecimentos por algum tempo. Pouco a pouco, os autores postlineanos voltaram a separar estas espécies, fazendo porém uma grande confusão entre *P. silvestris* var. *maritima*, *P. maritima* e *P. Pinaster*.

Modernamente, FIESCHI e GAUSSEN, do Instituto Florestal de Toulouse, voltaram a estudar o assunto empregando métodos anatómico-microscópicos e concluíram que existem duas espécies confundidas no *P. maritima* dos autores: uma, a que êles chamaram *P. mesogeensis*, vive na parte ocidental da bacia do Mediterrâneo e a outra nas costas atlânticas.

O nome *P. maritima* Mill., muito usado, não pertence nem a uma nem a outra, mas corresponde à árvore chamada *P. nigra* ou *P. Laricio*, rigorosamente denominado *P. pyrenaica* Lap., prescindindo-se do nome *P. maritima* como nome confuso (*nomen confusum*). O nome *P. Pinaster* Sol. refere-se à espécie mediterrânica tanto pela distribuïção geográfica citada (Sul da França e Itália)

como pelos seus sinónimos. O nome *P. mesogeensis*, empregado por FIESCHI e GAUSSEN, deve substituir-se por *P. Pinaster* Sol.

A espécie atlântica foi já, na época postlineana, considerada diferente de *P. Pinaster* Sol. por THORE, que lhe chamou, no ano de 1810, *P. syrtica*, nome êste que se refere à sua distribuïção natural na «syrta» do gôlfo de Gasconha (1).

Vejamos agora a sinonímia das duas espécies, deixando de parte as diferentes raças contidas na espécie mediterrânica:

1. **Pinus syrtica** Thore, Prom. Golfe de Gasc. (1810) 161. — *P. ericetorum* Thore, l. c. 32, nomen. — *P. silvestris* var. *maritima* Sol. ap. Ait., Hort. Kew. III (1789) 366. — *P. Pinaster* ssp. *atlantica* H. del Vill. in Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. XXXIII (1934) 427. — *P. maritima* Fieschi et Gaussen et auct. plur. lusit. et hisp., non Mill. — *P. Pinaster* auct. lusit., non Sol. — *P. maritima major* Dod. et varietas Pinus foliis binis in summitatis ramorum fasciculatim collectis vel *Pinus maritima minor,* Du Hamel, Traité d. arb. II (1755) 125.

   Hab.: Gallia austro-occidentali (a Vendée ad La Nivelle), Cantabria raro, Gallaecia, Lusitania boreali et centrali.

2. **P. Pinaster** Sol. ap. Ait., Hort. Kew. III (1789) 367. — *P. sylvestris* Mill., Gard. Dict. (1768) 2. — *P. Escarena* Risso, Hist. Nat. princ. prod. de l'Eur. II (1826) 340. — *P. Hamiltonii* Ten., Cat. Ort. Nap. (1850) 90. — *P. mesogeensis* Fieschi et Gaussen in Trav. Lab. For. Toulouse I, l, XIX (1932) 6. — *P. Pinaster* ssp. *Hamiltonii* (Ten.) H. del Vill. in Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. XXXIII (1933)

(1) ASCHERSON e GRAEBNER, não tendo consultado a obra de THORE, fazem, na sua Synopsis Mitteleur. Fl. I (1913) 335 [2], pensando na «syrta maior et minor» dos romanos, a seguinte observação absolutamente descabida: «Unsere Art findet sich wohl im nördlichen Tunesien, aber nicht in der Nähe der Kleinen, geschweige denn der Grossen Syrte». Si tacuisses...!

429. — *Pinus maritima* altera Matthioli, Du Ham., Traité d. Arb. II (1755) 125?

Hab.: Gallia mediterranica, Hispania orientali australique, Africa boreali, Italia et Illyria. — Subspecies diversae distinguntur.

Como é possível que o *P. Pinaster* também exista *introduzido* em Portugal, dou aqui as principais diferenças entre as duas espécies:

P. syrtica	*P. Pinaster*
Base das fôlhas (dentro da baínha) com 2 canais resiníferos.	Base das fôlhas (dentro da baínha) com mais de 2, às vezes 7 a 9, canais resiníferos.
Casca do tronco pardo-violácea.	Casca avermelhada.
Ramos curvo-ascendentes.	Ramos direitos.
Fôlhas muito compridas, reünidas nas extremidades dos ramos, dando-lhes o aspecto de maçarocas.	Fôlhas menos caducas e por isso cobrindo tôda a extensão da base até à extremidade dos ramos.

A espécie mediterrânica — *P. Pinaster* Sol. — é muito variável e nela se distinguem várias raças das quais não nos podemos ocupar aqui, bastando dizer que as diferentes regiões da sua área tem raças especiais.

Pinus Pinea L.

O pinheiro manso teve grande importância no Portugal medieval, mas ainda se não sabe se é realmente espontâneo no país. Convinha estudar as raças desta espécie na sua área mediterrânico-atlântica para se poder resolver o problema. Se de facto esta árvore foi introduzida pelos romanos, ou se é espontânea, é um caso a averiguar. Ela aparece-nos hoje como uma das principais essências florestais da costa sul do país.

As suas matas tiveram grande importância, porque foi desta madeira que se fizeram as caravelas dos grandes navegadores portugueses. A sua madeira é excelente, mas, como esta espécie tem um crescimento mais lento que o do pinheiro bravo, êste invadiu, graças à acção humana, a região natural do pinheiro manso. Não se deveria, porém,

semear ao sul do Tejo outro pinheiro. É extraordinária a beleza das suas matas! Infelizmente quási já não existem, pois que sòmente se vêem algumas no Algarve e na região de Sezimbra e um ou outro pé isolado na Estremadura e na Beira.

Pinus silvestris L.

O *P. silvestris* existia, segundo se diz, espontâneo na Serra do Gerez. Hoje encontram-se plantações desta árvore no Gerez e na Serra da Estrêla, mas procedentes de semente estrangeira. Distinguem-se muitas raças nesta espécie, embora as da Europa austral estejam muito mal estudadas. Sabe-se ùnicamente que a da Serra Nevada de Espanha é uma variedade distinta (var. *nevadensis* Christ.). Seria interessante fazer um estudo sistemático sôbre a raça existente na Serra do Gerez. Na Europa central encontram-se inúmeras raças de *P. silvestris,* das quais poucas têm valor florestal apreciável.

Pinus halepensis Miller

O *P. halepensis* existe na região de Lisboa como planta introduzida e é espontânea na parte oriental do Mediterrâneo. Não se dá muito bem em Portugal e sofre muito com os ventos fortes.

Pinus canariensis C. Sm.

Se houver necessidade de um pinheiro que cresça junto ao mar e sôbre o calcáreo, como o *P. halepensis,* será conveniente e muito melhor plantar o *P. canariensis,* que procede da zona atlântica e está mais acostumado ao clima úmido e aos ventos fortes. Exemplos de adaptação a estes elementos do clima notam-se, com evidente clareza, em algumas árvores desta espécie que se encontram na Costa do Sol. Chamam a atenção os seus fustes absolutamente direitos, junto das espécies mais diversas que se torcem sob a acção do vento do mar de uma maneira extraordinária.

Sôbre os pinheiros em geral, deve dizer-se que a sua área de distribuïção é constituída pelas areias da costa e pelos granitos da parte costeira do norte do país.

Onde existem folhosas espontâneas deve prescindir-se sempre das resinosas, visto que nunca nos podem fornecer um solo tão valioso como aquelas. A arborização de uma região subtropical e muito úmida, como a de Sintra, com pinheiros, mesmo na parte marítima, não nos parece adequada. Ali existe uma luta contínua: dum lado, os serviços florestais a favor do pinheiro; do outro, a natureza trabalhando com a ajuda das doenças do pinheiro e o auxílio do carvalho negral, que cobre como arbusto natural todo o solo. O pinheiro, como não encontra as suas condições naturais, não se mostra resistente às doenças; e nem a destruïção da beleza da païsagem com a perseguição feita pelos serviços florestais às bonitas Peonias lhe pode evitar a morte. Se se prossegue porém nesta luta antinatural, pode ser que, por fim, o solo, já influenciado pela fôlha do pinheiro, se mostre hostil a qualquer árvore, mesmo ao seu natural habitante — o carvalho negral!!

Sintra tem um clima e um solo tão extraordinários que ali encontram possibilidades de vida árvores dos países tropicais. Estranha-se, portanto, ver ali pinheiros em lugar de carvalhos e outras árvores mais próprias a esta païsagem. O pinheiro é sem dúvida uma linda árvore, mas cada qual no seu lugar.

Passemos agora às folhosas:

Betula celtiberica Rothm. et Vasc.

O bidoeiro (1) ibérico, uma espécie particular da Península, já por nós tratado num trabalho especial (Bol. Soc. Broteriana, XIV, Coimbra, 1940), merece bastante conside-

(1) Escrevo *bidoeiro* porque *vidoeiro* com «v» é uma invenção de Lisboa. Todos os celtas e também os romanos, que aprenderam esta palavra dos celtas, escrevem e pronunciam-na com «b». A simples razão de em certas partes do norte de Portugal se confundir o «v» com «b» não deve levar ao êrro contrário. Não há dúvida que os franceses e italianos distinguem bem b e v, e nestes

ração. Queremos mais uma vez afirmar que esta árvore tem grande interêsse para as regiões elevadas da parte norte do país. É preciso estudar pormenorizadamente as aplicações industriais da sua madeira e da sua casca, que em Portugal tinham antigamente emprêgo diverso. Os bidoeiros têm muita importância industrial noutros países. Até a sua seiva tem utilidade; possìvelmente alguns produtos desta árvore podem substituir mercadorias que agora se importam do estrangeiro.

Quercus rotundifolia Lam.

A azinheira, conhecida em quási todo o país, é uma árvore muito importante para a economia e para a vida do povo. A sua distribuïção é característica. Existe nas zonas mais continentais e mais sêcas e, no caso de se encontrar perto do mar, prefere quási sempre os calcáreos, que são mais quentes e mais secos. Partes extensas do país podiam arborizar-se com esta espécie. É estranho que os silvicultores portugueses nunca tenham pensado nisso. Já o botânico alemão LINK, no século XVIII, se queixa e estranha que ninguém se ocupe da cultura de uma árvore de tanto valor.

Foi também LINK quem primeiro observou (Reise I, p. 91) que a azinheira portuguesa corresponde ao *Quercus Ballota* Desf. e que LINEU confundiu esta espécie com o *Q. Ilex*. Só na primeira edição das «Species plantarum» distingue LINEU, além do *Q. Ilex*, uma espécie, *Q. Smilax*, que depois considera como variedade do *Q. Ilex* e que corresponde em parte à nossa espécie. Como êste nome foi depois erròneamente atribuído ao *Q. Ilex* (ainda por BORBAS)

---

idiomas, como nas línguas celtas, a raíz desta palavra escreve-se sempre com b. Por exemplo: betva, betua (celta antigo), bedv (cimrico), bedev-en (corn. ant.), bethe (irland. ant.), beith(e) (irl. moderno), bezo, beo, bezvenn (bretão), bido, bidro, bidoeiro (galego), bouleau (francês), betulla (italiano) e outros exemplos já citados no trabalho acima indicado (págs. 166-167). Pode acrescentar-se aqui que as palavras «biezo» (castelhano) e «bes» (catalão) podem também pertencer a êste grupo de origem celta, sem que tenham qualquer relação com a raíz germânica «Besen», como ficou dito naquele trabalho.

não pode conservar-se êste nome lineano, agora ambíguo (*nomen ambiguum*). LAMARCK e depois DESFONTAINES encontraram diferenças notáveis entre estas formas e distinguiram duas espécies. LAMARCK estabeleceu a sua espécie *Q. rotundifolia* baseando-se principalmente na diferença da fôlha. DESFONTAINES separou o seu *Q. Ballota* não só pela forma das fôlhas, mas também pelo fruto que, segundo êle, é doce nesta espécie, emquanto que o *Q. Ilex* da França produz frutos amargos. O nome *Q. rotundifolia* Lam. não é nem ambíguo nem confuso e é o mais antigo. Por isso o usamos para esta espécie.

Os autores que prosseguiram os estudos da flora peninsular nas décadas seguintes não fizeram caso da opinião de tão grandes botânicos! Deram apenas importância ao gôsto da bolota. Êste caracter, por si só, não é porém suficiente. Na espécie peninsular, as formas doces abundam e são mais raras as formas amargas; no *Q. Ilex* verdadeiro as formas doces são muito raras. Êste facto observa-se também noutras espécies de *Quercus* da Itália e da Anatólia; existem espécies com frutos quási sempre doces e outras onde quási não se conhecem formas com frutos doces. Como os botânicos do século passado sòmente se fixaram nesta diferença e não fizeram caso das outras, acharam assim que não deve haver diferença específica entre a azinheira de França e a da Península.

As diferenças que separam as duas espécies são, porém, grandes. Em primeiro lugar estão a forma, côr e indumento das fôlhas; depois o perigónio das flores masculinas. Além disso, há diferenças também no porte, na casca e provàvelmente na madeira.

Das nossas observações resulta que, nem em Portugal nem na maior parte da Espanha, existe o verdadeiro *Q. Ilex*; os pontos mais ocidentais da sua área que conheço são as Landas francesas, o litoral da Catalunha, as Baleares e a Tunísia. As azinheiras do centro, oeste e sul da Península Ibérica, assim como as de Marrocos e da Argélia, pertencem tôdas à espécie *Q. rotundifolia* Lam. O *Q. Ilex*, devido ao facto do seu porte ser mais decorativo e mais bonito que o do *Q. rotundifolia*, é cultivado nas

quintas da Ilha da Madeira e, possìvelmente também, nalguns parques de Portugal. Não me recordo, porém, de o ter visto aqui em qualquer parte. Segue-se a sinonímia das duas espécies e a indicação das suas diferenças para a sua fácil determinação:

1. **Quercus Ilex** L., Sp. pl. (1753) 995. — *Q. sempervirens* Mill., Dict. ed. 8 (1768). — *Ilex oblongo serrato folio*, C. Bauh., Pinax (1671) 424.
   Hab. in Gallia occidentali et australi, in Italia et Illyria, insulisque tyrrhenicis et balearicis et autem in Tunesia.

2. **Quercus rotundifolia** Lam., Encycl. meth. I (1785) 723. — *Q. Ballota* Desf., Fl. Atl. II (1800) 350. — *Q. Smilax* L., Sp. pl. (1753) 994, p. p. non Borbas. — *Q. gramuntia* L., l. c. 995, p. p. — *Ilex folio rotundiore mollimodiceque sinuato sive Smilax Theophrasti* G. Bauh., Pinax (1671) 425.
   Hab. in Hispania, Lusitania, in insulis balearicis et in Africa boreali a Mauretania ad Algeriam usque, etiam in insulis canaricis. In Mauretania ad Ifni versus ad austrum. In Gallia provinciali rarissime (Montpellier) occurrit.

Distinguem-se as espécies da seguinte maneira:

Q. Ilex	*Q. rotundifolia*
Copa ampla, larga, com os ramos por fim pendentes.	Copa redonda, globosa, com os ramos mais horizontais ou erectos não pendentes.
Fôlhas dos rebentos orbiculares, por cima verde escuras e glabrescentes, por baixo tomentosas.	Fôlhas dos rebentos orbiculares, azulado-glaucas, geralmente ± tomentosas nas duas páginas.
Fôlhas dos ramos adultos verde escuras e glabras por cima, tomentosas ou glabrescentes por baixo, lanceoladas ou oblongas, de base cuneïforme; o comprimento atinge geralmente muito mais do dôbro da largura.	Fôlhas dos ramos adultos cinzentas e ± tomentosas nas duas páginas, redondas, orbiculares, ovais ou elípticas de base arredondada ou cordiforme; o comprimento geralmente não alcança o dôbro da largura.
Indumento composto de pêlos ramificados de muitos ramos curtos.	Indumento composto de pêlos ramificados de poucos ramos e mais compridos.

Estípulas densamente hirsutas.	Estípulas glabras ou pubescentes.
Perigónio masculino densamente viloso como os pedúnculos, grande e de lóbulos agudos.	Perigónio masculino quási glabro como geralmente os pedúnculos; o seu comprimento apenas metade do do *Q. Ilex*, de lóbulos largos obtusos.
Estigmas estreitos.	Estigmas muito mais largos.

Falta agora fazer estudos comparativos do porte, do crescimento, da copa e da madeira. Sôbre o *Q. Ilex* já existem boas monografias francesas; convinha fazer-se o mesmo sôbre o *Q. rotundifolia*, especialmente pelo seu interêsse florestal para as zonas áridas.

Quercus Suber L.

Não vamos apresentar observações especiais sôbre esta árvore tão importante para Portugal, em vista de existirem já trabalhos tão valiosos como os de VIEIRA NATIVIDADE. Queremos sòmente confirmar a opinião dos que, pela sua prática, tão bem conhecem esta árvore *in vivo*, e sabem que não existe mais que uma espécie de sobreiro e que tudo o que se conta dum *Q. occidentalis* são lendas. A-pesar-dos estudos de BARROS GOMES, de PEREIRA COUTINHO e de NATIVIDADE, ainda certos botânicos, geralmente estrangeiros (p. ex. Mlle CAMUS) e sem prática de campo, querem conservar essa lenda. SCHWARZ (verbalmente) é de opinião contrária e confirma, como monógrafo, a opinião dos autores portugueses.

Dos carvalhos já falámos ligeiramente noutro trabalho (ROTHM. et PINTO DA SILVA, Emendationes II), mas voltamos de novo a esta questão para pedir a ajuda dos silvicultores no sentido de se esclarecerem alguns casos pouco conhecidos.

Dos carvalhos de fôlha marcescente existem em Portugal três espécies arbóreas de interêsse florestal:

Quercus canariensis Willd.

Êste carvalho, outrora conhecido pelo nome de *Q. Mirbeckii* Dur., é uma relíquia de área reduzida em Portugal.

Na região de Lisboa e no Alentejo Litoral aparece sòmente em exemplares isolados e parece que só no Algarve, nas serras, tem alguma importância. Em Espanha e Marrocos, porém, ainda existem pequenas matas. Como se trata de uma árvore cuja madeira se tem por boa, vale a pena fazer o seu estudo florestal, pois, por emquanto, não se sabe nada sôbre o seu crescimento e qualidades.

Quercus faginea Lam.

Esta espécie é muito freqüente no centro e sul do país e é geralmente chamada *Q. lusitanica* pelos botânicos portugueses, nome êste que corresponde à espécie que vamos tratar a seguir. Esta tem o porte dum *Q. Robur* e, por isso, se distingue especialmente do *Q. lusitanica:* tronco forte, que se divide em ramos fortes e curvos, tortos e nodosos, isto é, um carvalho típico. Os exemplares mais bonitos desta espécie encontram-se nas serras de Minde e de Aire, na região de Mafra e no Alentejo Litoral perto de Odemira. Como a forma da fôlha varia muito no que respeita aos lóbulos (agudos ou obtusos), há quem por isso distinga aqui duas espécies diferentes: Q. «faginea» e «lusitanica». Trata-se, porém, de uma labilidade dentro da autêntica espécie *Q. faginea* que, desta maneira, nada tem que ver com *Q. lusitanica.*

Quem tem visto os carvalhos do tipo *Q. lusitanica* desde Barcelona e Pamplona até Valladolid, Leão e Alto Douro não pode ter dúvidas emquanto à distinção desta espécie da *Q. faginea* que se encontra ao sul de Coimbra. De *Q. faginea* já existem matas; deve dar uma madeira excelente, sobretudo se se seleccionarem as formas vigorosas de Minde. A madeira deve ser muito diferente da de *Q. lusitanica* e, portanto, de aplicações também diferentes.

Quercus lusitanica Lam.

Já LINK se queixa do nome pouco apropriado que lhe tinha dado LAMARCK, visto que esta espécie é muito mais freqüente em Espanha que em Portugal. Aqui sòmente

existe no Alto Douro e em Trás-os-Montes. Das duas subespécies que se encontraram em Portugal pode ler-se, no trabalho acima indicado, que sôbre elas pouco se sabe. O porte desta árvore é muito notável, pois que é bem diferente do típico dos carvalhos. O fuste é alto e direito, fino e elegante, como o de uma faia ou de um bidoeiro; os ramos também são direitos e ascendentes como na faia. Poucas vezes se vêem árvores naturalmente formadas. Freqüentemente o homem não as deixa formar, cortando-lhes a copa ou os ramos como nos *Ulmus*, de maneira que a copa normal não se forma. Os exemplares mais bonitos e mais naturalmente formados encontram-se no vale do rio Sabor. Em Espanha, porém, ainda se encontram matas intactas desta espécie, que nunca pode confundir-se com a *Q. faginea*. Pelo fuste elegante parece ser uma árvore fornecedora de excelente madeira para construção. A maneira de crescer dá também a impressão de um desenvolvimento mais rápido do que o de outras espécies de carvalhos. Os silvicultores poderiam esclarecer fàcilmente os problemas que existem àcêrca desta espécie.

Q. faginea e *Q. lusitanica*, com as suas duas subespécies, distinguem-se não só pelo que diz respeito ao hábitat e características do porte, mas também pelos seguintes caracteres das fôlhas:

1. Fôlhas com 9-14 nervuras laterais, sem nervuras sinuais; fôlhas mais grossas, com pêlos em tufos muito ramificados. Nunca desenvolvendo formas arbustivas férteis . . . . *Q. faginea*.

2. Fôlhas mais pequenas, mais finas, com 8-10 nervuras laterais, sem nervuras sinuais. Pêlos em tufo, menos ramificados, mais finos e mais curtos. Freqüentemente dando frutos ainda em forma arbustiva . . . . *Q. lusitanica* ssp. *valentina* (Cav.) O. Schwarz.

3. Fôlhas de tamanho médio, muito finas, 5-8 nervuras laterais, freqüentemente com nervuras intermediárias, frutificando freqüentemente em forma arbustiva . . . . *Q. lusitanica* ssp. *cerrioides* (Wk. et Costa) O. Schwarz.

A cultura comparada das três espécies citadas, obtidas a partir de sementes procedentes dos melhores lugares que indicámos, podia ter uma importância extraordinária para

a silvicultura das regiões mediterrânicas. Neste capítulo tem Portugal e a sua silvicultura uma missão a cumprir, porquanto existe aqui um vasto campo de trabalho e investigação, que muito poderia contribuir para a defesa da beleza natural do país e das suas riquezas materiais. Assim se evitaria o desaparecimento do *Q. canariensis*, ameaçado actualmente dêsse perigo.

Casos parecidos se dão com os carvalhos de fôlha caduca, pois que existem entre êles também espécies e formas raras. Não podemos dizer por emquanto nada sôbre o *Quercus mas* (*Q. sessilis* dos autores portugueses) por não termos ainda examinado material português. Segundo as indicações que temos, deve existir em Trás-os-Montes, o que é de esperar, visto que também existe na Galiza.

Passemos agora às outras espécies do grupo:

Quercus pyrenaica Willd.

O carvalho negral, conhecido pelo nome ilegítimo de *Q. Toza* Bosc., é muito freqüente em tôdas as partes atlânticas mais semi-continentais da Península Ibérica. O silvicultor não o aprecia muito, visto a sua madeira não ser fina e, por isso, pouco própria para marcenaria. É, porém, uma árvore que dá boa madeira de construção e, além disso, cresce em regiões onde não podem fàcilmente cultivar-se outras árvores. A-pesar-da sua natureza que lhe dá mais resistência ao calor e à secura que ao *Q. Robur*, também se dá bem no litoral, e na França fizeram-se ensaios de arborização nas dunas da costa com bastante êxito.

Plantada em matas, dá bons fustes, como já se pode observar nos ensaios feitos em Manteigas. Também nas serras do Minho e de Trás-os-Montes se vêem exemplares muito bonitos e bem desenvolvidos. Parece que onde é bem tratada, a árvore pode dar muito bons resultados.

Quercus estremadurensis Schwz.

Uma árvore rara, como o *Q. canariensis*, e até agora só conhecida de Portugal. Observou-se esta espécie em Gou-

veia, Bussaco, Coimbra e Sintra, sendo os exemplares desta última localidade muito bonitos. Não se sabe absolutamente nada sôbre o seu porte, crescimento, madeira, etc. O seu estudo deve ser de tão grande interêsse florestal como botânico. Distingue-se fàcilmente do *Quercus Robur* pelas fôlhas muito menos sinuosas e com muito mais lóbulos (mais de 8 em geral) e pelo número elevado de nervuras secundárias (9 ou mais de cada lado).

Quercus Robur L.

O autêntico roble ou carvalho albar é freqüente em todo o norte do país, tanto no Minho como na Beira; distinguem-se dêle duas subespécies: uma exclusivamente portuguesa, a ssp. *Broteroana* Schwz., e outra, a ssp. *pedunculata* DC., que é freqüente na Europa central. Esta última subespécie encontra-se em Portugal só esporàdicamente no Minho (vimos exemplares na região de Viana do Castelo e perto de Montalegre). A ssp. *Broteroana* deve estar especialmente adaptada ao clima de Portugal, mas, a-pesar-disso, é pouco cultivada. Forma árvores muito grandes, robustas e bonitas. Chamo especialmente a atenção para o conhecido Carvalho da Senhora dos Verdes, em Manteigas, que pode seguramente servir para colheita de sementes. Mas também na região de Vizeu se encontram exemplares esplêndidos desta subespécie, que vale a pena multiplicar.

* * *

Mais uma vez quero lembrar e chamar a atenção para a defesa da natureza e das belezas do país. Os portugueses não devem consentir que se destrua a sua paìsagem! E esta defesa da natureza tem uma base económica que não se deve perder de vista Já falámos do abuso da plantação do pinheiro. Onde podem existir folhosas é preciso defendê-las. Se elas não dão um rendimento tão rápido, darão garantias para o futuro, pois originam um excelente solo e darão rendimento às gerações vindouras. Na plantação de folhosas está também a solução para um dos problemas mais graves da silvicultura portuguesa: a luta entre a mata

e o animal. O gado e os pastores são inimigos da silvicultura e não devem sê-lo. A mata de folhosas crescida dá pastos excelentes e já não pode ser destruída pelo gado. A-fim-de permitir o desenvolvimento dessas matas bastará sòmente diminuir o número de rebanhos de cabras. A cabra pode muito bem ser animal de curral, como o é já noutros países que se preocuparam com esta questão, resolvendo que nas regiões onde existe silvicultura têm que desaparecer os rebanhos de cabras. As ovelhas e as vacas não fazem estragos quando se protegem as plantações novas. Por outra parte, aumentará consideràvelmente a produção de feno num país com boas matas e poderá por isso haver muito melhor gado, como se vê pelos resultados já obtidos noutros países.

* * *

Aos Ex.mos Srs. Prof. A. Fernandes, Dr. F. Resende, Caldeira Cabral e Dr. O. Schwarz agradecemos reconhecidamente o auxílio prestado na elaboração dêste trabalho.

DIE PORTULACACEAE IN AFRIKA

von

K. von POELLNITZ

Recebido para publicação em 2 de Dezembro de 1941

I. UEBERSICHT ÜBER DIE GATTUNGEN

1. Frucht sich nicht öffnend . . . . *Portulacaria* und *Ceraria*.
—. Frucht sich öffnend . . . . 2.

2. Kapsel sich mit einem Deckel öffnend . . . . 3.
—. Kapsel sich mit Klappen öffnend . . . . 4.

3. Tepalen nur am Grunde verwachsen . . . . . . *Portulaca*.
—. Tepalen mindestens bis zur Mitte verwachsen . . . . *Sedopsis*.

4. Nebenblätter fehlend . . . . 5.
—. Nebenblätter vorhanden, gross und schuppenförmig oder in Haare zerteilt . . . . *Anacampseros*.

5. Grössere bis grosse Pflanzen auf ziemlich trocknem bis trocknem Boden. Blüten radiär gebaut . . . . *Talinum*.
—. Zwergige Pflanzen von feuchtem Boden. Blüten 2-seitig symetrisch . . . . *Montia*.

II. *PORTULACARIA* UND *CERARIA*

Portulacaria Jacq. und *Ceraria* Pears. et Steph. sind noch nicht genügend von einander abgegrenzt. Zu *Portulacaria* gehören: *P. afra* Jacq., Kapland, *P. pygmaea* Pill., Namaqualand. — Zu *Ceraria* gehören: *C. namaquensis* (Sond.) Pears. et Steph., Namaqualand und Deutsch-Südwestafrika, *C. gariepina* Pears. et Steph. und *C. fruticulosa* Pears. et Steph., beide im Namaqualand und Buschmannland, *C. Schäferi* Engl. et Schlecht., Deutsch-Südwestafrika, und *C. Carrissoana* Exell et Mend., Angola.

III. *PORTULACA* L.

a. Verteilung der Arten in Afrika

1. Ostafrika: *P. centrali-africana* R. E. Fries, *P. fascicularis* Peter, *P. Fischeri* Pax mit 3 Varietäten, *P. foliosa* Ker., *P. grandis* Peter, *P. heterophylla* Peter, *P. holosericea* Peter, *P. humilis* Peter, *P. kermesina* N. E. Br., *P. mkatensis* v. P., *P. Neumannii* var. *robusta* v. P., *P. oblonga* Peter, *P. parensis* v. P., *P. Peteri* v. P., *P. pseudoquadrifida* v. P., *P. ramosa* Peter, *P. squarrosa* Peter, *P. Schliebenii* v. P., *P. Stuhlmannii* v. P., *P. tenera* Peter, *P. usambarensis* v. P. mit 3 Varietäten.

2. Somaliländer und Erytrea: *P. Ciferrii* Chiov., *P. Erythraeae* Schweinf., *P. foliosa* var. *nitidissima* v. P., *P. kermesina* N. E. Br., *P. Neumannii* Engl., *P. nogalensis* Chiov., *P. rubriflora* v. P., *P. somalica* N. E. Br.

3. Deutsch-Südwestafrika: *P. collina* Dint., *P. foliosa* Ker et var. *lateritia* v. P., *P. kermesina* N. E. Br., *P. Walteriana* v. P.

4. Inner-Afrika: *P. foliosa* Ker, *P. kermesina* N. E. Br., *P. crocodilorum* v. P.

5. Gebiet des untern Kongo: *P. foliosa* Ker.

6. Angola: *P. foliosa* Ker, ?*P. collina* Dint.

7. Süd-Afrika: *P. kermesina* N. E. Br., *P. trianthemoides* Bremek.

8. Mozambik: Keine Art ist mir bekannt geworden.

9. Inseln östlich von Afrika: *P. mauritiensis* v. P. (Mauritius), *P. ramosissima* v. P. (Aldabra-Insel).

10. Oberguinea: *P. foliosa* Ker.

11. Abessynien: *P. kermesina* N. E. Br.

Ueber ganz Afrika sind ferner verbreitet: *P. quadrifida* L. mit der in Angola vorkommenden Form f. *pendula* Welw. und der aus Ostafrika bekannten f. *vestita* Engl. und. *P. oleracea* L. mit der var. *opposita* v. P. in Deutsch-Südwestafrika. Zu achten ist ferner auf *P. grandiflora* Hook. aus Süd-Amerika, die gern als Gartenpflanze angebaut wird und vielleicht hier und dort verwildert ist. — Von den obengenannten Arten kommen 2 in mehreren Gebieten vor: *P. foliosa* Ker (Ostafrika, Deutsch-Südwestafrika, Inner-Afrika, unterer Kongo und Angola, ihre var. *nitidissima* in Somaliland), *P. kermesina* N. E. Br. (Ost-Afrika, Deutsch-Südwestafrika, Somaliländer und Eritrea, Abessynien, Inner-Afrika, Süd-Afrika).

b. Schlüssel der in Angola vorkommenden Arten

1. Achselhaare nach dem Grunde deutlich verbreitert. Für Angola fraglich . . . . *P. collina* Dint.
—. Achselhaare fädig . . . . 2.

2. Blätter gegenständig . . . . *P. quadrifida* L
— Blätte wechselständig 3

3. Achselhaare sehr wenige, sehr kurz. Blätter breit . . *P. oleracea* L.
—. Achselhaare zahlreich, länger. Blätter schmal . . . . . . 4.

4. Tepalen mindestens 15 mm. lang. Vielleicht verwildert . . . . *P. grandiflora* Hook.
—. Tepalen bedeutend kleiner . . . . *P. foliosa* Ker.

IV. *SEDOPSIS* EXELL ET MENDONÇA

Portulaca Sect. *Siphonopetalum* F. Muell., Fragm. Phyt. X (1876-7) 97 — ohne Beschreibung mit den Arten *P. Armitii* F. Muell., *P. saxifragoides* Welw. und *P. sedoides* Welw. — *Portulaca* Sect. *Sedopsis* Engl., Pflanzenwelt Afr. III, 1 (1915) 157 — ohne Beschreibung mit den Arten *P. saxifragoides* Welw. und *P. sedoides* Welw. — *P. Armitii* F. Muell. aus Australien muss noch umgestellt werden: *Sedopsis Armitii* (F. Muell.) v. P. comb. nov.

Schlüssel der afrikanischen Arten

1. Narben 4 . . . . 2.
—. Narben 2 . . . . 3.

2. Tepalen rosa, bis zur Hälfte verwachsen. Staubfäden knapp 1 mm. lang. Angola . . . . *S. Carrissoana* Exell et Mend.
—. Tepalen weiss, bis über die Hälfte verwachsen. Staubfäden etwas länger: Deutsch-Südwestafrika . . . . *S. hereroensis* (Schinz) Exell et Mend.

3. Achselhaare fehlend. Angola . *S. sedoides* (Welw.) Exell et Mend.
—. Achselhaare zahlreich, ziemlich lang. Angola, Deutsch-Ostafrika . . . . . . *S. saxifragoides* (Welw.) Exell et Mend.

V. *TALINUM* ADANS.

a. Einteilung der Gattung

Eine Einteilung der Gattung fehlt bisher; ich schlage die folgende vor:

Sect. *Basalia* von Poellnitz sect. nov. — Capsula ex basi in valvis 6 apice connatis dehiscens. Hierher nur *T. Rivae* Chiov.

Sect. *Subuniflora* von Poellnitz sect. nov. — Capsula ex apice in valvis 3 dehiscens. Inflorescentiae axillares, raro terminales, pauciflorae, saepius uniflorae. Hierher alle Arten mit wenigblütigen, meist 1-3 blütigen, achselständigen, selten endständigen Blütenständen. Der Typus ist *T. caffrum* (Thunb.) Eckl. et Zeyh. — Von den afrikanischen Arten gehören hierher: *T. Arnotii* Hook. f., *T. crispatulum* Dint., *T. esculentum* Dint. et Schellenb., *T. lissospermum* C. A. Smith, *T. oblongifolium* Peter, *T. Peteri* v. P., *T. tenuissimum* Dint., *T. transvaalense* v. P., *T. useguhaense* v. P.—Von ausserafrikanischen Arten gehören hierher: *T. aurantiacum* Engelm., *T. angustissimum* (A. Gray) Woot. et Standl., *T. brevicaule* S. Wats., *T. brevifolium* Torr., *T. cymbosepalum* Rose et Standl., *T. domingense* Urb. et Ekm., *T. lineare* H. B. K., *T. pulchellum* Woot. et Standl., *T. tuberosum* (Benth.) P. Wils., *T. Youngae* C. A. Muell.

Sect. *Multiflora* von Poellnitz sect. nov. — Capsula ex apice in valvis 3 dehiscens. Inflorescentiae multiflorae, raro pauciflorae, terminales vel axillares. Sind die Blütenstände endständig, dann sind sie im Gegensatz zu denen der Sect. *Subuniflora* immer vielblütig. — Typus ist das amerikanische *T. paniculatum* (Jacq.) Gaertn. — Von den in Afrika wachsenden Arten gehören hierher: *T. cuneifolium* (Vahl) Willd., *T. taitense* Pax et Vatke und das vielleicht nur verwilderte *T. triangulare* (Jacq.) Willd. — Die andren Arten kommen ausserhalb Afrikas vor und sind: *T. calycinum* Engelm., *T. confertiflorum* Greene, *T. denticulatum* v. P., *T. fallax* v. P., *T. Gooddingii* P. Wils., *T. guadalupense* Dudley, *T. humile* Greene, *T. longipes* Woot. et Standl., *T. marginatum* Greene, *T. Mengesii* W. Wolf, *T. mexicanum* Hemsl., *T. multiflorum* Rose et Standl., *T. napiforme* DC., *T. oligospermum* Brandeg., *T. Palmeri* Rose et Standl., *T. paraguayense* Speg., *T. parviflorum* Nutt., *T. parvulum* Rose et Standl., *T. polygaloides* Gill., *T. Rosei* P. Wils., *T. rugospermum* Holzing., *T. sediforme* v. P., *T. spinescens* Torr., *T. teretifolium* Pursh, *T. triangulare* (Jacq.) Willd., *T. validum* Greene.

Bemerkung: In dieser Übersicht fehlen die folgenden nicht-afrikanischen Arten, bei denen die Art des Blütenstandes ubekannt ist: *T. eximium* A. Nelson (ungenügend beschrieben), *T. Wayae* A. Eastw. und *T. okanogenense* C. S. English (ich habe diese neuere Art nicht gesehen, konnte auch bis jetzt ihre Beschreibung nicht erhalten); ferner fehlt das südwestafrikanische ungenügend bekannte *T. Dinteri* v. P.

b. Schlüssel der afrikanischen Arten mit Angabe ihrer Heimat

Bemerkung: Hier fehlen die ungenügend bekannten *T. Dinteri* v. P. und *T. lissospermum* C. A. Smith, beide aus Deutsch-Südwestafrika.

Sect. *Basalia* v. P.: *T. Rivae* Chiov. (Ital. Somaliland).

Sect. *Subuniflora* v. P.

1. Samen mit mit blossem Auge sichtbaren, konzentrischen Rippen. 2.
—. Samen mit Höckerchen, eingepressten Linien oder Vertiefungen . 3.

2. Blütenstände bis über 5 cm. lang. Blätter 1-1 1/2 mm. breit. Involukralblätter breit-eiförmig, etwas zugespitzt, etwas gespitzt, 5-6 mm. lang. Tepalen ungefähr länglich, gespitzt (Deutsch-Ostafrika) . . . . *T. Peteri* v. P.
—. Blütenstände kürzer. Blätter bis 5 mm. breit. Involukralblätter eilanzettlich, 7-8 mm. lang. Tepalen verkehrt-eiförmig, gespitzt (Deutsch-Südwestafrika) . . . *T. esculentum* Dint. et Schellenb.

3. Blätter ungefähr so lang als breit, breit-länglichrund, 4 cm. lang, oben gerundet (Ngamiland, Nord-Transvaal) . *T. Arnotii* Hook f.
—. Blätter bedeutend länger als breit . . . . 4.

4. Blätter 2 1/2 cm. breit, 7-9 cm. lang. (Deutsch-Ostafrika) . . . . *T. oblongifolium* Peter.
—. Blätter bedeutend schmaler . . . . 5.

5. Blätter bis 4 mm. breit, lineal oder schmal-länglich . . . . 7.
—. Blätter 5-15 mm. breit, lanzettlich, elliptisch-lanzettlich, eiförmig oder verkehrt-eilanzettlich, nach dem Grunde zu keilig oder nicht, am Rande nicht wellig . . . . 6.

6. Blätter nach dem Grunde zu keilig, 2-3 cm. lang, 5-8 mm. breit. Tepalen nicht doppelt so lang als die Involukralblätter. Samen mit Vertiefungen (Deutsch-Ostafrika) . . . *T. useguhaense* v. P.
—. Blätter nach dem Grunde zu nicht keilig, 2 1/2-13 cm. lang, 6-15 mm. breit. Tepalen etwa doppelt so lang als die Involukralblätter. Samen mit eingepressten Linien (von Angola und Südwestafrika nach dem südwestlichen Kaplande und von hier bis Deutsch-Ostafrika) . . . . . *T. caffrum* (Thunb.) Eckl. et Zeyh.

7. Involukralblätter 2 1/2 mm. lang. Blätter 12-15 mm. lang. Tepalen 4 mm. lang (Deutsch-Südwestafrika) . . *T. tenuissimum* Dint.
—. Involukralblätter, Tepalen und Blätter länger . . . . . 8.

8. Blätter am Rande etwas wellig, bis fast 3 cm. lang. Stamina zahlreich. Kapsel etwa 3 mm. lang (Deutsch-Südwestafrika) . . . . . . 1 . . . . . . *T. crispatulum* Dint.
—. Blätter am Rande nicht wellig, bis 4 1/2 cm. lang. Stamina nur ungefähr 7-9. Kapsel etwa 7 mm. lang (Transvaal) . . . . *T. transvaalense* v. P.

Sect. *Multiflora* v. P.

1. Blätter verkehrt-herzförmig, ausgerandet (Kenia und Tanganjika) . . . . *T. taitense* Pax et Vatke.
—. Blätter anders . . . . 2.

2. Blätter nach dem Grunde zu keilig, ungefähr verkhert-eikeilig. Blütenstand immer endständig, rispig-traubig oder traubig, verlängert (Von Arabien durch Ostafrika bis zum östlichen Kapland, durch Inner-Afrika bis Südwestafrika, Angola, Togo; Britisch Indien) . . . . *T. cuneifolium* (Vahl) Willd.

—. Blätter nach dem Grunde zu nicht keilig, ungefähr verkehrt-lanzettlich. Blütenstand traubig oder verästelt, endständig oder seitensständig, wenigblütig bis vielblütig (Florida, Mittel und Südamerika, Westindien; in Oberguinea vielleicht nur verwildert) . . . . *T. triangulare* (Jacq.) Willd.

VI. *ANACAMPSEROS* L.

a. Einteilung der Gattung

1. Nebenblätter («Stipeln») sehr gross, hätig, die winzigen Blätter verdecktend . . . Untergattung *Avonia* E. Mey. ex Fenzl.

—. Nebenblätter in Haare zerteilt, die Blätter nicht verdeckend . 2.

2. Achsel meist verlängert. Blätter meist gross. Wurzeln faserig, oder etwas knollig angeschwollen . . . . . . Untergattung *Telephiastrum* (Med.) Fenzl.

—. Achse stark verkürzt, sodass die Blätter rosettig angeordnet sind . 3.

3. Mit grosser unterirdischer Knolle . . Untergattung *Tuberosae* v. P., mit einer Art in Südaustralien.

—. Ohne unteridirsche Knolle . . . Untergattung *Rosulatae* Dint.

Die Gattung ist beschränkt auf Südafrika, Südwestafrika, südliches Innerafrika, je eine Art kommt im Somaliland und in Australien vor.

b. Die Arten in Deutsch-Südwestafrika

1. Untergattung *Rosulatae*: *A. Dielsiana* Dint.

2. Untergattung *Avonia.* Stipeln am Grunde mit farblosen Haaren: *A. papyracea* E. Mey., *A. Ruschii* Dint. et v. P., *A. neglecta* v. P. und *A. albissima* Marl; letztere Art geht von allen Arten der Gattung hier am weitesten nach Norden, ist aber bis jetzt aus Angola nicht bekannt. — Stipeln am Grunde ohne Haare: *A. Wischkonii* Dint. et v. P., *A. Alstonii* Schönl., *A. omburensis* Dint. et v. P., *A. Dinteri* Schinz, *A. Schmidtii* (Berg.) v. P.

3. Untergattung *Telephiastrum.* Hier sei zunächst die kleinste Art dieser Abteilung, erwähnt: *A. Comptonii* N. S. Pillans aus der Umgebung von Lüderitzbucht. — Samen braun, mit bandförmigen, farblosen, langen, steifen Hervorwölbungen: *A. tomentosa* Berg., *A. filamentosa* (Haw.) Sims, *A. Poellnitziana* Dint. — Samen braun, mit kleinen, flachen bis halbkugeligen farblosen Hervorwölbungen: *A. paradoxa* v. P. — Samen braun, mit enganliegender, farbloser Hülle: *A. Baeseckii* Dint., *A. crinita* Dint., *A. karasmontana* Dint., *A. lanigera* Burch., *A. namaquensis* Pears. et Steph.

c. Die Arten in Sdüafrika

1. Untergattung *Avonia.* Im Namaqualand: *A. albissima* Marl., *A. Alstonii* Schönl., *A. Buderiana* v. P., *A. Herreana* v. P., *A. Meyeri* v. P., *A. papyracea* E. Mey., *A. quinaria* E. Mey., *A. recurvata* Schönl., *A. Ruschii* Dint. et v. P., *A. variabilis* v. P. — In der Grossen Karroo: *A. papyracea* E. Mey. und *A. ustulata* E. Mey. — In der Kleinem Karroo: Nur *A. papyracea* E. Mey. — In den Stormbergen: *A. ustulata* E. Mey. — Im Griqualand: *A. albissima* Marl. — Im Nieuwefeld: *A. ustulata* E. Mey. — Im Transvaal: *A. Bremekampii* v. P., *A. decipiens* v. P., *A. fissa* v. P. — In Rhodesien: *A. Bremekampii* v. P., *A. rhodesica* N. E. Br. — Im Basutoland und im Oranjefreistaat: *A. ustulata* E. Mey. — Die Hauptverbreitung hat diese Untergattung, zu der auch als einzigste ostafrikanische Art *A. somalica* v. P. gehört, also im Namaqualand und in Deutsch-Südwestafrika, vielleicht geht sie sogar bis Angola!

2. Untergattung *Telephiastrum.* Die Einteilung geschieht hier am besten nach dem Aussehen der Samen, die allerdings bei *A. Nebrownii* v. P. aus dem südlichem Kaplande (Mosselbay) und bei *A. Comptonii* S. N. Pillans (Calvinia Distr.) unbekannt sind. — Samen braun, mit bandförmigen, steifen, langen, farblosen Hervorwölbungen: *A. alta* v. P. (Namaqualand), *A. truncata* v. P. (Nama-

qualand), *A. tomentosa* Berg. (Namaqualand), *A. filamentosa* (Haw.) Sims (Namaqualand, Griqualand, Transvaal, Oranjefreistaat, südliches Kapland), *A. retusa* v. P. (Clanwilliam), *A. nitida* v. P. (Namaqualand). — Samen braun, ohne farblose Hervorwölbungen: *A. namaquensis* Pears. et Steph. (Namaqualand), *A. Baeseckii* Dint. (Namaqualand), *A. Starkiana* v. P. (Transvaal), *A. albidiflora* v. P. (ubi?), *A. lanigera* Burch (Namaqualand und weiter nach Süden), *A. parviflora* v. P. (Namaqualand), *A. subnuda* v. P. (Namaqualand, Transvaal und von hier weiter nach Süden). — Samen braun, von einem weitem, nur an einer Stelle anliegenden, farblosen Sack umgeben: *A. Marlothii* v. P. (ubi?), *A lanceolata* (Haw.) Sweet (westliches und südliches Kapland), *A. rufescens* (Haw.) Sweet (östliches Kapland, Transkei, Tembuland, Basutoland, Oranjefreistaat), *A. Telephiastrum* DC. (weit verbreitet), *A. affinis* Pears. et Steph. (Namaqualand). — Samen braun, von einer eng anliegenden, farblosen Hülle umgeben: *A. rubroviridis* v. P. (Namaqualand), *A. Schönlandii* v. P. (ubi?), *A depauperata* (Berg.) v. P. (Grosse Karroo, Ceres Karroo), *A. arachnoides* (Haw.) Sims (mittleres und südliches Kapland, im Osten ungefähr bis Queenstown), *A. gracilis* v. P. (Despatch).

VII. *MONTIA* L.

Hier sind nur bekannt geworden: *M. lamprosperma* Cham., in der alpinen Region des Kenya, von 3000 m. ab, und *M. minor* C. C. Gmel., am Kilimandscharo, über 4000 m.

Am Schlusse dieses kleinen Uebersicht wage ich es, die Bitte um leihweise Ueberlassung von Herbarmaterial aus portugisischen Herbarien auszusprechen, sobald ein Verschikken wieder möglich sein wird. Nicht nur bei den *Portulacaceae* sondern auch bei andren Familien, auf die ich vielleicht in einer späteren Uebersicht zurückkommen werde, gibt es sicher in den portugisischen Besitzungen Angola und Mozambik noch manche neuen Arten; aber

genau so sehr wie über das Aufstellen neuer Arten werde ich mich freuen, wenn es mir möglich sein würde, auf Grund dieses Materials die Verbreitung einiger Arten festzulegen.

Nähere Angaben über die meisten der hier behandelten Pflanzen finden sich in folgenden Arbeiten des Verfassers:

1. Englers Jahrbücher LXV (1933) 382 — *Anacampseros*-Monographie.
2. Fedde, Repert. XXXV (1934) 1 — *Talinum*-Monographie.
3. Fedde, Repert. XXXVII (1934) 240 — *Portulaca*-Monographie.
4. Fedde, Repert. XLVIII (1940) 174 — *Portulacaceae* Ostafrikas, hier einige Verbesserungen zu Peter, Fl. D. Ostafr. in Fedde, Repert. Beih. XL, 2 (1938) 263.
5. Fedde, Repert. XLIX (1940) 206 — *Portulacaceae* D. Südwestafrikas.

SUCULENTAS AFRICANAS

I. TRÊS ESPÉCIES NOVAS DE *HAWORTHIA* DUVAL — SECÇÃO IV, *COARCTATAE* BERGER —

por

FLÁVIO RESENDE (1)

Recebido para publicação em 15 de Dezembro de 1941.

Haworthia Broteriana Resende (spec. nov.)

Differt *Haw. Sampaiana* Resende (Bol. Soc. Broteriana XIV, 2.ª sér., p. 192, nota) foliis minoribus, supra versum apicem semper ± concavis, versum basim plano-convexis et subtus tuberculis transverse confluentibus in conspicuioribus lineis transversalibus, 2-3 mm. distantibus seriatis decoratis. Pedunculus tenuior (2 mm. latus).

Caule de 10-15 cm. de altura, 6-8 cm. de diâmetro — medido de ponta a ponta de duas fôlhas opostas —. Fôlhas fazendo com o eixo um ângulo agudo, que vai aumentando com a idade da fôlha, sendo, nas da base, recto ou quási recto. Fôlhas superiores acuminadas, inferiores mostrando freqüentemente o vértice sêco, 4-6 cm. de comprimento, largura na base 10-15 mm., na parte mais larga do limbo 2-2 1/2 cm.; página superior nas fôlhas inferiores plana ou plano-côncava, nas fôlhas superiores nìtidamente côncava atingindo mesmo a forma de goteira, atravessada ao meio por uma linha longitudinal mais ou menos saliente, coberta de tubérculos extremamente pequenos, verdes ou esbranquiçados, disseminados irregularmente e tão pouco desenvolvidos que muitas vezes se devem considerar apenas como manchas; página inferior carinada e com tubérculos dispostos em linhas transversais distando umas das outras

(1) Equiparado a bolseiro pelo Instituto para a Alta Cultura, Lisboa.

2-3 mm.; tubérculos de 1/2 mm. de largura e 2-4 mm. de comprimento, — medido no sentido transversal da fôlha e resultantes de fusão transversal dos tubérculos —.

Hábitat: Por emquanto desconhecido, importada da África do Sul e cultivada em Munique, onde a encontrei. Tipo actualmente cultivado nos jardins botânicos de Coimbra e Munique.

Espécie denominada em honra do botânico português BROTERO.

Haworthia Henriquesii Resende (spec. nov.)

Caulescens, folia pro rata dense congesta, glauca, spiratiter multifaria, ca. 3-3 1/2 cm. longa, 10-15 mm. lata et 4-5 mm. crassa, triangulari-ovata acuminata apicem versus incurva, supra plana, laevia, subtus convexa, carinata lineis ca. 10-15 longitudinalibus, tuberculis conspicuis haud transversaliter dispositis ornata.

Planta atingindo 8-14 cm. de altura e cêrca de 4 cm. de largura; fôlhas ovais, acuminadas, as mais novas erectas, notando-se porém com a aproximação da base, e às vezes também com a aproximação do vértice do caule, uma maior ou menor curvatura da metade terminal; face dorsal convexa, nas fôlhas mais velhas atingindo o aspecto dum arco de seta, com tubérculos dispostos em linhas longitudinais bem salientes, das quais só a quilha e mais duas atingem o ápice do limbo, estas formam no têrço terminal da fôlha geralmente os bordos, na base são porém a terceira ou quarta linha contadas a partir dos bordos; os tubérculos juntam-se às vezes longitudinalmente, nunca transversalmente; as fôlhas de plantas novas (o que se pode notar nos rebentos da base do caule, utilizados para a reprodução vegetativa) não mostram tubérculos, estes vão-se diferenciando à medida que a planta vai crescendo; em plantas adultas teem porém tôdas as fôlhas tubérculos mesmo as mais jovens, a quantidade dêstes aumenta aqui também com a idade da fôlha; face superior plana e glabra.

Inflorescência: Pedúnculo 20-30 cm. com 3-4 brácteas, estéreis, compr. do cacho 35-50 cm., número de flores ca. de 30-40, diâmetro do ponto mais grosso do pedúnculo e cacho 20-25 mm. O pedúnculo apresenta por vezes uma côr rósea de vinho tinto clarete, côr que se observa também freqüentes vezes nas extremidades das fôlhas; pedicelos 3-5 mm.; cápsula 13-15 mm. comp., 4 mm. larg., em forma de prisma triangular com marcadas arestas nas linhas de sutura.

As cápsulas foram obtidas por polinização artificial, porque a espécie é em cultura, e nas condições de meio fornecidas por uma estufa em Berlim, estéril.

Hábitat: Esta espécie foi por mim descoberta no Jardim Botânico de Berlin-Dahlem. Foi importada da África do Sul, o areal é porém desconhecido. Tipo cultivado actualmente no jardim botânico de Coimbra.

As espécies mais próximas dela são *Haw. Eyliae* v. P., *Haw. Herrei* v. P. e *Haw. Resendeana* v. P. Da primeira distingue-se pelas fôlhas mais curtas e mais espêssas e pelo maior desenvolvimento da inflorescência; da segunda distingue-se imediatamente, quando observadas ambas nas mesmas condições de meio, pela côr muito mais clara da fôlha, além disso pelo número de linhas longitudinais e de tubérculos da página inferior e pela forma da cápsula; da terceira pela forma da fôlha e pela forma e tamanho dos tubérculos.

Denominada em honra e dedicada à memória de JÚLIO HENRIQUES, botânico português «para quem a pátria se não limitava à estreita faixa metropolitana, ocupando-se também do estudo das colónias. Tôdas elas, de Cabo Verde a Macau, lhe mereceram atenção» (V. FERNANDES, Bol. Soc. Broteriana XIII, 2.ª série, p. LV).

Haworthia Carrissoi Resende (spec. nov.)

Caulescens, glaucescens, 15-35 cm. longa et 10-12 cm. lata, caulibus postea decumbentibus. Folia spiraliter multifaria, triangulari-lanceolata, acuminata, suma rectilinea,

inferiora lateraliter incurva, 5 1/2-7 1/2 cm. longa, 2-2 1/2 cm. lata, utrinque sed praesertim subtus convexa lineis obscurioribus longitudinalibus tuberculis minutis viridibus dispersis praeditis obsita.

Caule dividindo-se freqüentemente à altura de 7-10 cm. dicotòmicamente; fôlhas dispondo-se em espirais bem destacadas, que, em plantas bem desenvolvidas, distam umas das outras ca. 3-4 cm., glaucas, lanceoladas, as superiores nìtidamente acuminadas, as inferiores mostrando geralmente o vértice sêco e curvado lateralmente; página inferior convexa com quilha bem pronunciada e ca. de 12 linhas longitudinais destacando-se claramente do glauco da fôlha pela sua côr verde escura; ao longo da quilha, assim como ao longo das outras linhas, dispõem-se pequenos tubérculos, ou dentículos (quilha e bordos), da mesma côr verde das linhas, os espaços entre os tubérculos são absolutamente irregulares e podem ir desde 1/2 até 10 mm. — por vezes encontram-se tubérculos fora das linhas longitudinais, irregularmente distribuídos —; página superior convexa ou plano-convexa com 4-7 linhas verdes longitudinais, menos pronunciadas que as da página inferior, geralmente glabra, algumas fôlhas mostram porém no têrço superior alguns tubérculos como os da página inferior.

Inflorescência: por emquanto ainda não observada.

Hábitat: Kapland, Zuurberg, perto de Port Elizabeth. Long 646! — Tipo cultivado em Coimbra (Jardim Botânico) e Jardim Botânico de Berlin-Dahlem. — Nesta mesma região encontra-se também *Haw. glauca* Bak., de tôdas as espécies da Sec. *Coarctatae* a mais próxima desta nova espécie. As duas espécies distinguem-se porém imediatamente devido às diferenças no tamanho da fôlha e à presença ou ausência de pequeníssimos tubérculos.

Espécie denominada em honra e dedicada à memória do ilustre professor português Dr. LUIZ CARRISSO falecido há poucos anos sùbitamente no deserto de Mossâmedes (Angola), quando terminava uma das suas explorações botânicas naquela colónia.

MOVIMENTO, AGLUTINAÇÃO, PONTES E DISTENSÃO DOS CROMOSOMAS NA MITOSE (1)

por

FLÁVIO RESENDE (2)

(10 figuras de texto e duas estampas)

ÍNDICE

---

(1) Trabalho realizado em Berlim-Dahlem «Kaiser Wilhelm Institut für Biologie». Secção v. Wettstein.

(2) Equiparado a bolseiro pelo I. A. C., Lisboa.

I

Introdução, material e método

NO meristema da raiz de *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* notei (1939) que o fio satelífero na anafase se apresentava às vezes extrema e inexplicàvelmente distendido (l. c., fig. 1 c). Além disso constatei uma freqüente assimetria desta distensão nas duas metades da anafase em relação ao plano da placa equatorial (v. l. c. fig. 1 e, fig 2 k,l). Em 1939 contentei-me com esta observação, que me ilucidou sôbre a natureza da zona satelífera, e não tentei desvendar as causas da excepcional distensão, nem da ainda mais extraordinária formação citológica da sua assimetria.

O presente trabalho foi empreendido com o fim de investigar a origem dêstes dois inesperados fenómenos.

O material utilizado foi o meristema da raiz das seguintes espécies: *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* Bak., *Aloe striata* Haw. × *Aloe saponaria* Haw., *Haworthia Herrei* var. *Poellnitzii* Resende, *Haw. Herrei* var. *depauperata* v. P., e *Encephalartus villosus* Lehm.

Tôda a investigação foi realizada em preparações feitas pelo N. Q. M. (comp. RESENDE 1937, pág. 764). Fixador: 15 cc. ácido crómico a 1 % e 4 cc. de ácido ósmico a 2 %.

O material de *Aloe striata* × *saponaria* foi tratado pelos raios X. O aparelho utilizado foi o do «Kaiser Wilhelm Institut für Biologie — Berlim-Dahlem» (1). Foram irradiadas sementes em germinação com 500 r., distância do objecto 20 cm. A irradiação teve lugar no dia 9 de Abril de 1940 e as raízes, de que foram feitas as preparações, foram fixadas no dia 15 do mesmo mês.

A fixação do material, tanto irradiado como não irradiado, foi feita sempre em material cultivado em condições normais (luminosidade e temperatura do quarto em Berlim — 18 a 20° — e humidade normal do vaso). As

(1) «Metalix-Röhre bei 115 KV, 10 m. A unter Filterung durch 1 mm. Aluminium».

observações, a que me refiro na pág. 184, foram feitas em material submetido a variações de temperatura para uma outra investigação, de que comunicarei num outro trabalho.

II

Aglutinação cromática e suas conseqüências

A

Formação de pseudo-pontes; distensão dos cromosomas

1.

Exemplares de *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* encontram-se com extrema facilidade em todos os jardins botânicos e particulares do país. Esta variedade, tão interessante citològicamente, (1) dá-se no nosso clima (de norte a sul de Portugal) como se fôsse planta espontânea. Desta maneira não foi difícil fazer grande quantidade de preparações e observar um grande número de mitoses. Numa grande parte das mitoses observadas encontra-se, não só uma invulgar distensão do fio satelífero, como também assimetria do mesmo na anafase. A análise minuciosa das mesmas preparações mostra também algumas anafases, de freqüência variável de preparação para preparação, onde se vêem as duas metades anafásicas do cromosoma satelisado ligadas uma à outra por uma espécie de ponte de ligação dos dois satélites (fig. 1 a, b). Tôdas as preparações, onde êste facto se observa, mostram também idênticas ligações entre outros cromosomas não satelíferos (fig. 1 a, c-g).

De que natureza são estas ligações?

Como do simples exame das figuras imediatamente se deduz, não se trata aqui de uma soldadura, ou não divisão, de certas zonas dos cromonemata, mas sim de ligações superficiais, que devem interessar apenas à kalymma, e

---

(1) A guarnição cromosómica (8 cromosamas grandes e 6 pequenos) desta variedade de *Aloe* apresenta 2 sat-cromosomas, um dêles portador porém dum fio satelífero tam curto que pràticamente se pode considerar apenas a existência dum sat-cromosoma (v. RESENDE 1937 Abb. 8 a, b; Abb. 17 f, g; 1939 Abb. 1 e; Abb. 2).

que eu denomino *aglutinação cromática* (comp. POLITZER 1934, pág. 21, nota). Quando estas ligações são entre sat-cromosomas, e se não desfazem antes da separação anafásica dos cromosomas, *a tração exercida pelas fibras do fuso nos centrómeros explica-nos a distensão excepcional dos fios satelíferos* (fig. 1 a, b). Que esta distensão se manifeste só no fio e não no resto do sat-cromosoma, demonstra o maior poder de distensão dos cromonemata quando desprovidos de «kalymma». Que a distensão produzida pelas ligações anafásicas se não limita porém às regiões «akalymmáticas» (1), mas que se verifica também nas regiões normalmente «pachykalymmáticas» (dos cromosomas não satelíferos) vê-se na fig. 5 b, cromosoma 5. Como em sat-cromosomas eu não consegui ainda observar distensão do corpo do cromosoma (região «pachykalymmática») juntamente com a distensão do fio (região «akalymmática» ou «leptokalymmática») terá de se concluir que, nestes cromosomas, os cromonemata cedem à pressão apenas nos pontos mais distensíveis e que o grau de elasticidade das zonas akalymmáticas é de facto tão elevado (ver fig. 5 a) que o resto do cromosoma nunca precisará de se distender. A ligação anafásica e a posição dos sat-cromosomas em relação ao eixo do fuso podem porém ser tais (como o exame da fig. 6-b — cromosoma c — permite deduzir-se) que se torne possível a distensão das duas zonas (a-e pachykalymmáticas), ou mesmo a distensão das partes pachy-sem que as akalymmaticas se distendam. Futuras investigações constatarão certamente esta dedução teórica.

Além destas distensões, dão as ligações anafásicas também origem a cromosomas retardatários (fig. 5 c).

Como explicar em tecidos normais (2) a existência destas ligações anafásicas, que eu proponho se denominem *pseudo-pontes?* Nos batráquios encontraram ALBERTI e POLITZER (1923, 1924, comp. POLITZER 1934) ligações anafásicas idênticas às aqui observadas, mas em tecidos prèvia-

---

(1) Sôbre esta nomenclatura v. HEITZ (1935) pág. 423.

(2) Por normais entenda-se no texto os tecidos sem qualquer prévio tratamento pelos raios X, temperaturas anormais ou agentes químicos.

mente tratados por irradiações Röntgen (1). ALBERTI e POLITZER não observaram distensões dos cromosomas. Êles atribuem porém àquelas ligações anafásicas,—que, segundo a sua opinião, também não afectam os cromonemata, — a tenacidade suficiente para originar «deviações» dos núcleos filhos (comp. l. c.) (2).

POLITZER interpreta estas formações, que êle denomina «Pyknose der chromosomen», como sendo produzidas por uma modificação patológica da kalymma devida à acção dos raios X.

Outros autores observaram, depois de ALBERTI e POLITZER, em diferentes objectos, êste mesmo fenómeno de aglutinação na anafase, que êles denominaram «sticky of chromosomes» (3): BEADLE (1933) em *Zea Mays;* WHITE (1937) e KLINGSTEDT (1939) em gafanhotos; e CALLAN (cit. por DARLINGTON e UPCOTT, 1941) em *Allium cepa.*

BEADLE verificou que em *Zea Mays* há um gene (st) responsável pela qualidade «sticky» das mitoses. Tanto BEADLE como os outros autores observaram esta característica «sticky» da mitose quási exclusivamente nas figuras de redução. — BEADLE não a encontra, por ex. nas mitoses do meristema radicular, e entende que, se ela afectasse os zigotos com intensidade idêntica à das células da meiose, aqueles não seriam viáveis.

Todos estes investigadores consideram êste fenómeno como patológico e atribuem-no a qualquer dos agentes perturbadores do desenrolar normal da mitose: agentes químicos, oscilações de temperatura, raios X, genes patológicos, etc. COUTINHO, que em 1940 observou casos idênticos de aglutinação na metafase de *Vicia faba* infectada por *virus*, atribui também a êste a sua origem.

---

(1) V. também GALEOTTI, que já em 1893 observou idênticas aberrações cromáticas.

(2) BELAR (1929 pág. 87 e 88) atribue freqüentes deviações observadas por êle próprio em *Tradescantia* e por GURWITSCH em *Allium* a outras causas mais plausíveis.

(3) É curioso notar que nenhum deles refere ALBERTI e POLITZER, nem mesmo o livro de texto de POLITZER (1934), onde êste autor dedica todo o primeiro capítulo a esta mitose anormal e já se refere a GALEOTTI et. al.!

Ao contrário de POLITZER a escola de DARLINGTON explica o «sticky» como sendo devido a um atrazo na divisão longitudinal dos cromonemata (comp. KLINGSTEDT l. c.).

2.

Falta de contornos definidos dos cromosomas e uma aglutinação de aspecto por assim dizer viscoso, «sticky», de todos os cromosomas da guarnição, observei eu já em 1937 *em metafases do meristema radicular* de *Aloe striatula*. — «Eine Metaphase mit klaren ausgebreiteten 14 Chromosomen war sehr schwer zu finden, weil bei dieser Art eine häufig merkwürdige Verklumpung der Chromosomen zu einer Masse, besonders in der Metaphase, zu sehen war.» [RESENDE 1937 a pág. 773, — a fig. 15 f (l. c.) apresenta com clareza êste aspecto dos cromosomas]. — Do meu conhecimento é esta a primeira observação de agluti-

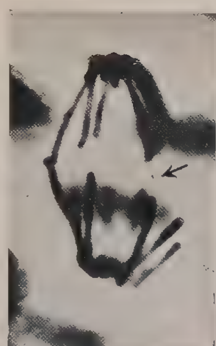
---

Fig. 1. (1) — *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* Bak. *a*, Anafase mostrando aglutinação cromática dos dois satélites filhos. Parece à primeira vista um só satélite, os dois fios satelíferos são porém visíveis na preparação, todavia tão ténues que a fotografia os não revela. Também se observa com o parafuso micrométrico que a massa dêste «satélite único» corresponde à massa de dois. No último cromosoma da esquerda observa-se também aglutinação cromática. Esta anafase mostra portanto duas pseudo-pontes e distensão das Sat-zonas como consequência da pseudo-ponte dos Sat-cromosomas. *b*, Anafase com uma pseudo-ponte produzida por aglutinação dos satélites e correspondente distensão das Sat-zonas. *c*, *d*, Duas fotografias da mesma anafase mostrando quatro pseudo-pontes, duas em cada um dos planos focados. Um dos cromosomas, que formam ponte, é sat-cromosoma (fig. *d*). A figura 6 *b* apresenta o desenho destas quatro pseudo-pontes. *e*, *f*, *g*, Mais três exemplos de pseudo-pontes onde se vê com clareza absoluta que os cromonemata nada têem com estas ligações anafásicas. Em *f* vê-se, apesar dos dois cromosomas filhos estarem ligados tôpo a tôpo, que não há soldadura de cromonemata (seta); com mais clareza se verifica isso ainda em *g* (seta). *j*, *i*, *h* (2), Três metafases mostrando vários graus de aglutinação intercromosómica. Em *h* já se não vêem senão vestígios dessa aglutinação: três formações com o aspecto de satélites, idênticas à que se vê também em *i* (seta dupla). O sat-cromosoma (h) mostra também uma constrição secundária de formação acidental (comp. RESENDE 1937 *b*, fig. 4).

---

(1) *Observações àcêrca das figuras de texto:* Os desenhos foram todos feitos à câmara clara e à altura da mesa de trabalho. Ampliação ca. 2.300 diâmetros. As fotografias têem uma ampliação de ca. de 1.200 diâmetros (máquina microfotográfica Zeiss, «Punktlampe» e filtro verde).

(2) Estas letras foram pelo gravador colocadas ao contrário.



a



b



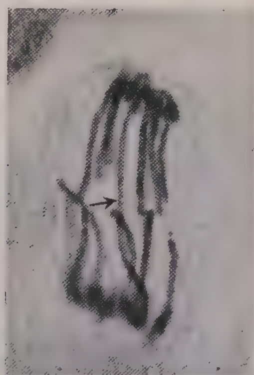
c



d



e



f



g



j



i



h

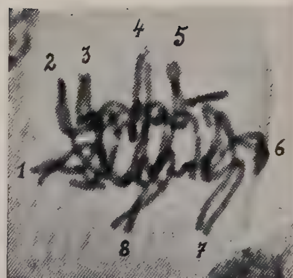
Fig. 1 — legenda na pág. 168.



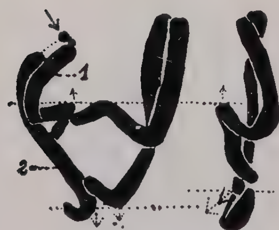
a



b



c



d



f



g



h

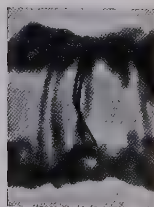
Fig. 2



Fig. 3



a



b

Fig. 4

Legendas na pág. 171

nação cromática feita na metafase (sôbre a sua importância v. pág. 183).

Êste mesmo aspecto mostram também os cromosomas das metafases, no material empregado na presente investigação, em tecidos onde se encontram as anafases descritas no capítulo anterior (fig. 1j). A observação de grande quantidade de mitoses mostra todos os graus de transição entre metafases de aspecto normal e as representadas na fig. 1 j. — O mesmo se dá com as anafases (comp. por ex. fig. 6 b com fig. 8). — As figs. 1 h, i mostram alguns dêsses graus de transição, metafases em que os cromosomas se apresentam ligados uns aos outros já só por filamentos.

Fig. 2. — *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* Bak. *a*, *b*, Duas metafases mostrando a maior parte dos braços longos dos cromosomas grandes paralelos, ou fazendo um pequeno ângulo agudo com o eixo do fuso acromático. *c*, Começo de anafase mostrando quatro cromosomas (n.ºs 2, 3, 4 e 5) paralelos, dois (7, 8) um pouco oblíquos, um perpendicular (1) e outro (6) com os dois terços proximais perpendiculares e o têrço distal paralelo ao eixo do fuso acromático. O cromosoma 4 é o sat-cromosoma. *d*, *f*, *g*, *h*, Desenhos de cromosomas tirados a quatro anafases diferentes com o fim de mostrar o movimento da separação dos dois cromatídeos, em cromosomas dispostos na metafase paralelos ao eixo do fuso. As setas pontuadas indicam os centrómeros e as linhas pontuadas indicam em corte os planos em que estes se encontram. A seta dupla (*d*, cromosoma da direita em baixo) mostra uma particularidade extremamente curiosa: o braço curto dêste cromosoma em vez de se dobrar completamente, ficando atrás do centrómero, como acontece no cromosoma irmão, dobra-se só até pouco mais de meio, deslizando assim para o polo. A fig. 10 *i-m* de BELAR (1929) mostra casos dêste género, todavia nenhum como êste. A seta a cheio (*d*) indica uma fase do processo de formação da assimetria anafásica das zonas satelíferas.

Fig. 3. — *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* Bak. Meta-anafase mostrando os cromatídeos bem separados. Ausência completa de aglutinação cromática. Os satélites e as sat-zonas mostram uma inexplicável assimetria. A figura *a* da Est. II põe bem em evidência a assimetria cromática dêstes satélites irmãos: a maior ampliação desta fotografia já quási não deixa ver o satélite da direita. É provável que êste satélite tenha a mesma massa cromática do satélite irmão, mas menos compacta, o que o torna mais volumoso que aquele e menos còrado.

Fig. 4. — *Haworthia Herrei* v. P. *a*, Telofase mostrando quatro pseudo-pontes e uma ponte — o cromosoma mais à esquerda — (é impossível nesta fase saber se se trata de uma ponte devida a soldadura de cromonemata ou a distensão assimétrica). *b*, A mesma fotografia com os contornos de uma pseudo-ponte retocados.

Alguns dêstes filamentos perderam o contacto de um lado e tomam por isso o aspecto de satélites (fig. 1 *h* →, *i*) (1).

Se lançarmos uma vista de conjunto sôbre as figuras (figs. 1, 6, 8) e recordarmos a evolução dos cromosomas desde o núcleo em repouso — ou desde os estados mais recentes da profase — até à metafase (comp. p. ex. BELAR 1929 Abb. 2a, Abb. 3b e RESENDE 1940 Taf. VI e VII) teremos de concluir que o aspecto em questão dos cromosomas na meta- e anafase, tem de ser devido a qualquer perturbação do metabolismo da evolução nuclear da profase para a metafase (2). Como é do conhecimento de todos, esta evolução é não só de ordem química, mas também de ordem morfológica: à contracção dos cromosomas durante a profase deve-se o aspecto da metafase. Nesta última vêem-se normalmente os cromosomas bem separados uns dos outros, emquanto que no começo da profase estes se encontram ìntimamente aconchegados. Ao contraírem-se durante a profase (comp. RESENDE 1940) pode acontecer que a kalymma, que normalmente «se desenvolve» em volta de cada cromosoma — como constituindo tantas «capas individuais» quantos são os cromosomas de uma guarnição, — por qualquer perturbação dêste processo (comp. CASPERSSON, 1941), estabeleça ligações mais ou menos desenvolvidas duns cromosomas para os outros, ligações estas que, conforme o grau de perturbação do processo mitótico normal, assim se vêem mais ou menos evidenciadas na metafase e anafase (fig. 1 *h*, *i*, *j*; fig. 3 *b*; fig. 8).

Não sei, por emquanto, quais são as causas desta perturbação mitótica. O aspecto dos cromosomas obser-

---

(1) Estes satélites nada têem que ver com os satélites de alguns sat-cromosomas, em que as sat-zonas têem uma posição quási terminal.

(2) Caspersson (1941 et. al.) diz que na profase se passam modificações químicas importantes que consistem no desenvolvimento de ácido nucleico e na decomposição de grandes quantidades de albuminoides: « Der Hauptteil der grossen Eiweissmengen des Interphasenkerns muss abgebaut werden und verschwinden, damit endlich nur diejenige Menge zurückbleibe, welche in die Metaphasechromosomen eingeht und die wahrscheinlich hauptsaechlich aus Histonen besteht» (l. c. p. 36).

vados por BELAR (1939 Abb. 14 e 18) (1), em material vivo e plasmolisado de *Tradescantia*, assemelha-se de certo modo a algumas mitoses por mim observadas (v. por ex. fig. 4). Isto leva a crer que a origem destas irregularidades esteja ligada a processos de hidratação e desidratação do núcleo, que experiências já em curso tentam desvendar (2).

Que as causas dêste fenómeno nem estão na influência específica dos raios X ou outros agentes, como POLITZER (1934) e os outros autores acima referidos pensaram, nem na acção dos *vira* sôbre os tecidos (COUTINHO 1940), provam-no indubitàvelmente as presentes observações em material de várias espécies, sistemàticamente próximas e afastadas entre si, fixado em condições normais e sem prévio tratamento.

B

Assimetria dos cromosomas na anafase e formação de uma nova espécie de pontes

1.

Sat-zonas e cromosomas assimétricos

a — A mitose representada na fig. 5-b pareceu-me, ao primeiro exame, mostrar uma ponte absolutamente idêntica a outras observadas já por vários autores nos tecidos somáticos (comp. por exp. NAWASCHIN e GERASSIMOWA 1936; BARBER 1938; GILES 1940; FERNANDES e NEVES 1941 et al.). A origem destas pontes tem-se atribuído à fusão dos cromonemata e à conseqüente formação de cromosomas bicinéticos.

A observação minuciosa feita no momento do desenho, mostrou-me porém *não se tratar de nenhuma ponte originada pela formação de cromosomas bicinéticos, mas sim dum cromosoma extraordinàriamente distendido, sem*

(1) É curioso salientar que BELAR apenas desenhou aqueles aspectos de núcleos plasmolisados e não lhe atribuiu qualquer importância; nem sequer pensa que isso possa prejudicar o desenvolvimento da mitose ou a constituïção cromosómica dos núcleos interessados no processo.

(2) As células dos meristemas observados não mostravam porém qualquer aspecto de plasmólise.

correspondente simétrico na outra metade da mitose! A existência de 8 cromosomas longos na metade oposta da anafase, 7 de tamanho normal e 1 um pouco distendido,



Fig. 5. — *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* Bak.
a, Um exemplo claro de distensão assimétrica da sat-zona na anafase. A distensão do fio de baixo (posição do desenho) é a maior até hoje por mim observada na var. *Commelinii*. *b*, Uma anafase mostrando uma distensão simétrica (cromosoma 5) e outra assimétrica (cromos. 3) dos braços longos de dois cromosomas grandes completamente pachykalymmaticos. As setas indicam os dois satélites irmãos mostrando nìtidamente tamanhos diferentes. Tratar-se-á de assimetria cromática (comp. figs. 3 e 9) ou dum caso de formação simultânea de delecção e «duplicação», originado por processo idêntico ao representado na fig. 8? *c*, Telofase mostrando duas pontes (pontuado) e um cromosoma retardatário onde se vê ainda a ligação cromática (seta dupla) com o cromosoma irmão. As setas indicam os dois satélites; no de baixo (posição do desenho) vêem-se restos da ligação «kalymmatica» existente entre eles, que a tracção anafásica conseguiu desfazer.

mas com correspondente simétrico, deu-me a prova real dêste inesperado fenómeno citológico, que só tem precedente na assimetria de distensão da sat-zona (RESENDE

1939a). Nesta fase (anafase), em que os cromosomas se encontram nìtidamente separados, é possível constatar estas distensões assimétricas; o mesmo não sucede já em estados mais avançados da mitose (telofase), como a fig. 5c mostra. Nesta fase verifica-se apenas a existência de pontes. Como é impossível observar as extremidades dos cromosomas que constituem estas pontes, não se pode dizer com certeza qual foi a origem delas, se soldadura dos cromonemata irmãos (única origem de pontes até agora admitida por todos os autores), se distensão idêntica à do cromosoma 3 da fig. 5-b (Est. I a).

Depois da observação das distensões cromosómicas aqui descritas, deve-se sempre, — ao encontrar pontes em tecidos não prèviamente tratados por agentes modificadores do decorrer normal da mitose —, pensar primeiro que tudo numa distensão cromosómica e só depois de uma análise minuciosa, que nos permita excluir com certeza esta possibilidade, se deve admitir então a soldadura dos cromonemata, fenómeno cujas causas tanto se discutem actualmente (comp. por ex. MCCLINTOCK 1938, 1939 e 1941; DARLINGTON e LA COUR 1940; DARLINGTON e UPCOTT 1941; FERNANDES e NEVES 1941).

Duma maneira geral tôdas as soldaduras de cromonemata, além das da meiose, se explicam pela capacidade que têem as extremidades de rotura de se soldarem de novo.

Para se obterem experimentalmente roturas, recorre-se em geral aos raios Röntgen. Por intermédio destas irradiações podem obter-se arranjos cromosómicos de maneira a produzirem-se pontes na meiose (v. p. ex. McCLINTOCK 1941). A rotura destas pontes produz por sua vez extremidades de fractura na gamofase, estabelecendo assim uma cadeia de «ponte-fractura-soldadura» teòricamente interminável. McCLINTOCK (1941) demonstra porém, e de uma maneira admirável, que esta cadeia se interrompe no zigoto. As extremidades de fractura «curam-se» depois da fecundação. «This healing is permanent. The broken end behave in every respect like a normal end» (l. c. 1941, pág. 281).

FERNANDES e NEVES (1941) observaram porém no meristema da raiz dos *Narcissus* formação acidental de pontes, que eles atribuem à soldadura de extremidades de rotura originadas na meiose. Estas extremidades de rotura são, ao contrário do que se passa em *Zea Mays*, «incuráveis» no zigoto. Não observaram todavia estes autores uma série ininterrupta de «ponte-rotura-soldadura» na zigofase, — a maior percentagem de pontes observada foi de 12,5 °/o. — Poder-se-á interpretar êste caso admitindo no zigoto uma «cura» incompleta das extremidades fracturadas?

Conhecem-se ainda exemplos de pontes por soldadura dos cromonemata em tecidos normais da zigofase! Como se originam estas pontes, ou melhor, as soldaduras que lhe dão origem? De duas uma: ou se dão soldaduras, devido a qualquer circunstância acidental desconhecida, entre extremidades normais (1), ou circunstâncias também acidentais produzem fracturas e conseqüentemente «extremidades de fractura», que soldando-se, originam as pontes.

A primeira hipótese é, pràticamente, de impossível demonstração, porque nunca se pode excluir, com absoluto rigor científico, a possibilidade de existência de uma delecção diminuta em extremidades consideradas normais. Vejamos a segunda hipótese: a formação acidental de extremidades de fractura pode originar-se por fragmentações e delecções expontâneas (2), — algumas só demonstráveis por deficiências genéticas, outras perceptíveis citològicamente (v. p. ex. pág. 185).

A estas conhecidas causas de fractura junta-se agora outra: a aglutinação cromática, originando pontes por distensão, que, em certos casos, na ana- e telofase, podem ser causa de fracturas.

Por aqui se vê quão complicado se torna o problema de diagnóstico de uma ponte na telofàse da mitose, isto é, pontes cujas extremidades são inobserváveis: *mesmo nos tecidos onde há aglutinacão cromática, não se pode concluir que tôdas as pontes sejam devidas a distensões, pois as desta natureza podem originar fracturas, que por sua vez, formarão pontes por soldadura de cromonemata* (3).

Assim, p. ex. onde têm a sua origem as duas pontes representadas na fig. 5 c? Na distensão assimétrica de um dos cromosomas filhos, ou na soldadura dos cromonemata?

b — A mesma mitose (fig. 5c) mostra num outro cromosoma uma nova conseqüência da aglutinação cromática: *formação de cromosomas retardatários.* Os cromosomas marcados com uma seta dupla formaram uma pseudo-ponte (v. pág. 165). A ligação terminal (seta dupla) dos dois cromosomas filhos (apenas kalymmatica como claramente se verifica na fotografia c da Est. I), não foi desfeita pelo movimento anafásico dos cromosomas, nem originou distensão, fez porém que *fôsse retido o cromosoma da metade superior (posição do desenho) da anafase, evitando que êste se juntasse à*

---

(1) DARLINGTON e UPCOTT (1941 p. ex. pág. 334) afirmam terem encontrado na gamofase soldaduras destas: «nuclear sister reunion or terminal non-division of broken and *of unbroken chromatids*», (grifado pelo autor).

(2) Isto é, por emquanto, inexplicáveis.

(3) É hoje pràticamente impossível verificar se nos tecidos da zigofase uma fractura aqui originada desenvolve uma série contínua de «soldadura-ponte-rotura».

massa dos restantes cromosomas da guarnição. Não tivesse êste cromosoma sido impedido no seu movimento para o polo, ter-se-ia originado ou uma terceira ponte, — absolutamente de aspecto idêntico às outras duas da mesma mitose, — devido à distensão assimétrica dum dos cromosomas filhos, ou dar-se-ia uma distensão simétrica dos dois cromosomas, como se vê na fig. 5 b, cromosoma 5.

c — Como explicar a assimetria anafásica de dois cromosomas irmãos? Para decifrar êste estranho fenómeno citológico, procurei observar meta-anafases e acompanhar o movimento dos cromosomas no fuso acromático, tanto quanto isso é possível em material fixado. Em mitoses normais (cromosomas sem aglutinação) vê-se que, no começo da anafase, as duas metades de cada cromosoma já se encontram absolutamente separadas (fig. 3 e Est. II a). Claro que isso não sucede nas mitoses em que os cromosomas mostram aglutinação.

Vejamos agora a posição dos cromosomas grandes de *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* na metafase: os centrómeros dispõem-se no plano do equador formando a placa equatorial; os braços dos cromosomas dispõem-se irregularmente (v. pág. 181). Em quási tôdas as mitoses se observa porém, que uma maior ou menor parte dos braços dos cromosomas se dispõe paralelamente ao eixo do fuso (fig. 2 a, b, c).

A separação dos cromosomas, feita pela acção das fibras do fuso acromático nos centrómeros, faz-se diferentemente, consoante os braços dos cromosomas da metafase se dispõem paralela ou perpendicularmente ao eixo do fuso. Se o cromosoma está no plano do equador (perp. ao eixo do fuso) as duas metades afastam-se para os polos sempre simètricamente em relação a êste plano (fig. 8 cromosoma 1, 2, 3, 4, 6); se, pelo contrário, o cromosoma se dispõe na metafase prependicularmente ao plano do equador (paral. ao eixo do fuso), no seu movimento para os polos, desliza uma das metades estendida, emquanto a outra, dirigindo-se para o polo oposto, é primeiro invertida sôbre si mesma até ocupar uma posição idêntica à

metade irmã em relação ao plano do equador (1) (fig. 2 c, d, f, g, h; comp. tamb. BELAR 1929 Abb. 10). Só dêste momento em deante é que a posição das duas metades passa a ser simétrica em relação àquele plano.

A fôrça, que a fibra do fuso exerce sôbre o todo de cada metade anafásica do cromosoma, é diferente duma metade para a outra: emquanto que, na extremidade distal (2) da metade em que aquela está voltada para o polo, na direcção do qual o centrómero se desloca (fig. 2 f, metade 1), só tarde se manifesta a fôrça de tracção, (depois dum progresso do movimento anafásico, suficiente para inverter o cromosoma) suporta a metade oposta, durante todo o movimento anafásico, a tracção fibrilar ao longo de todo o braço (fig. 2 f metade 2).

Consideremos agora um cromosoma, cujo braço longo se encontra paralelo ao eixo do fuso na metafase, e além disso que as duas metades se não separam na meta-anafase, como a fig. 3 representa, mas que permanecem ligadas por aglutinação cromática, formando pseudo-pontes (fig. 1 a-g). É evidente que a metade 2 (v. fig. 2-f), sôbre a qual a fôrça tratora durante tôda a anafase perdurou, se distenderá, logo que se não possa mover livremente atrás do centrómero, mas fique prêsa à outra metade (comp. fig. 2 d — seta, fig. 6, cromos b). Tem de se admitir porém que a metade 1 se não deixa arrastar pela metade 2, cedendo à tracção sôbre esta exercida.

É fàcilmente compreensível que a metade 1 se não deixe arrastar, devido à densidade do meio fibrilar.

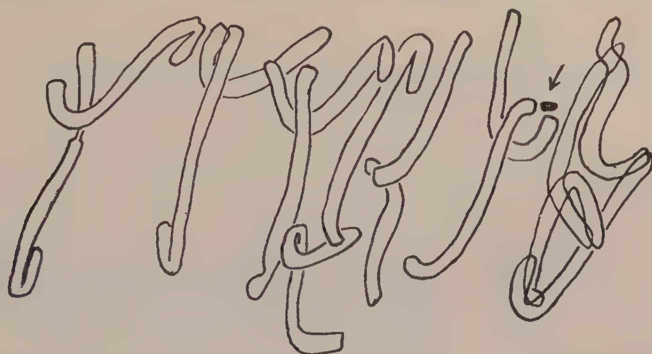
Esta metade 1 pode ainda ser também distendida alguma coisa, ou permanecer de comprimento normal, conforme o momento, em que a aglutinação cessa, é depois ou antes do desdobramento completo desta metade (fig. 6).

Até hoje consegui apenas observar uma figura de mitose (fig. 2 d), onde se verifica, num sat-cromosoma, que de facto a metade 1 não é puxada pela metade 2, — à

(1) Geralmente passam-se as coisas assim; há porém excepções (comp. BELAR 1929 abb. 10 i-n e aqui fig. 2 d, seta dupla).

(2) A fôrça de tracção dirigida na direcção proximal-distal chega pouco a pouco à extremidade, à medida que o cromosoma se vai desdobrando.

qual está ligada por aglutinação dos satélites —, mas que pelo contrário, o fio satelífero da metade 2 se distende sem que o mesmo suceda na metade 1. — Se o corpo do cromosoma (metade 2) também se distendeu ou não, não se



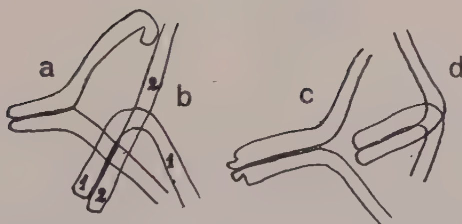


Fig. 6. — *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* Bak.
a, Anafase mostrando todos os cromosomas grandes. A seta indica aglutinação cromática dos satélites. *b*, Desenho das quatro pseudo--pontes, cujas fotografias se vêem na fig. 1 *c*, *d*. A fig. 1 c mostra as pseudo-pontes *a* e *b*; a fig. 1 *d* as pseudo-pontes *c* e *d*.

pode determinar com rigor nesta figura de mitose devido à posição das duas metades. — Não consegui ainda fazer uma observação idêntica a esta numa mitose em que se tratasse, não da distensão do fio satelífero, mas do corpo do cromosoma.

2.

A acção dos raios X e a distensão assimétrica

Numa radícula duma plântula de *Aloe striata* × *saponaria*, — de 10 dias de existência, contados desde o momento em que as sementes foram postas a germinar, — fixada 6 dias depois de ter sido irradiada com 500 r. (comp. pág. 164),

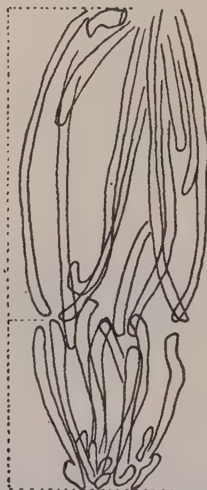


Fig. 7. — *Aloe striata* × *saponaria* Haw.
Desenho duma anafase totalmente assimétrica, cuja fotografia a Est. I*j* mostra.

observei numa região limitada, onde o estado patológico dos tecidos é bem evidente, (figs. *e*, *h*, *j* da Est. I, veja também a legenda), *o aparecimento de anafases totalmente assimétricas* (fig. 7). Nesta zona da radícula observa-se também aglutinação cromática, pseudo-pontes e cromosomas retardatários (fig. *e*, Est. I). Os cromosomas na metafase mostram-se também mais compridos que em tecidos não irradiados (comp. fig. *f*, com fig. *g*, Est. I).

Atendendo à freqüência não só da aglutinação cromática directamente observável, como às suas conseqüências, (anafases assimétricas e comprimento excessivo dos cromosomas na metafase) é-se levado a admitir que a acção dos raios X tenha originado uma aglutinação generalizada e muito mais intensa do que a que foi observada nos

tecidos normais de *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* (v. pág. 166). É curioso porém que só uma zona da radícula mostre esta aglutinação tão pronunciada e que esta se observe ainda 6 dias depois da irradiação. Também surpreende o facto que, depois dêste tempo, durante o qual se teriam formado tantas vezes pontes por distensão, estas não tenham dado origem ao aparecimento de roturas, cuja conseqüência seria o aparecimento de mitoses, não com 8 cromosomas grandes, sensìvelmente iguais (v. guarnição cromosómica de *Aloe* pág. 165) mas com alguns mais curtos devido a delecções cromosómicas mais ou menos sensíveis, assim como aumento ou diminuïção do número de cromosomas por causa da formação de retardatários.

O exame de meristemas normais de *Haworthia Herrei* var. *depauperata* (hexaploide) recomenda-nos ainda a máxima prudência no sentido de concluir que seja a radiação Röntgen a causa do desenvolvimento intenso e generalizado de aglutinação cromática: preparações desta variedade, feitas em Berlim no dia 18/7/1941, não mostravam *em tecidos normais* nenhuma mitose (meta- e anafases) sem aglutinação ou suas conseqüências (comp. fig. 4). Não se trata aqui dum caso condicionado genèticamente, como BEADLE pretende para *Zea Mays*, porque preparações feitas em outras datas, em tecidos da mesma planta, não mostram aglutinação.

3.

A respeito da posição dos braços dos cromosomas longos em relação ao eixo do fuso acromático

BELAR (1929) estudou promenorizadamente *in vivo* a evolução completa da mitose e dedicou uma parte do seu trabalho ao movimento dos cromosomas durante a metafase e a anafase. BELAR confirma o que já antes dele se afirmava — «der Endeffekt der Metakinese ist seit langem bekannt und z. B. in jeder Arbeit, die die Mitose von *Allium* behandelt, abgebildet: die Insertionsstellen der Chromosomen liegen ungefähr in der Äquatorialebene, die Schenkel liegen paralell zur Spindel» (BELAR l. c. pág. 91) — concluindo das suas observações que os braços dos cromo-

somas se orientam na metafase paralelos ao eixo do fuso. «Letzteres gilt nur für die innerhalb der Spindel liegenden Chromosomenschenkel; die Schenkel der peripher liegenden Chromosomen können ganz verschiedenartig orientiert sein» (BELAR l. c. pág. 89)

BELAR supõe mesmo a existência de um agente determinativo da constante orientação dos cromosomas situados dentro do fuso: «... dass Agens n.° 2 die zwischen die Chromosomen «einwachsenden» Spindelfasern sind, deren Druck die Chromosomenschenkel paralell zur Spindelachse richtet».

Esta regularidade da orientação dos braços dos cromosomas, que se encontram dentro da área do fuso, parece, segundo as minhas observações, não se confirmar nas *Aloinae*, em contradição com aquelas afirmações de BELAR e dos outros autores, cujas opiniões êle refere. *Nas Aloinae observam-se metafases com todos os cromosomas longos paralelos ao eixo do fuso, outras com todos os cromosomas longos perpendiculares ao eixo do fuso, e todos os graus intermediários* (v. fig. 1 *c*, *d*, *e*; fig. 2 e 8). Esta variação de mitose para mitose, e principalmente o facto de, em algumas mitoses, se poderem dispôr todos, ou quási todos os braços dos cromosomas perpendicularmente ao eixo do fuso, seria certamente incompreensível se todos os cromosomas, situados dentro da área dêste, se tivessem de colocar sempre paralelos ao seu eixo. Há por isso necessidade de uma investigação minuciosa que se estenda a um grande número de mitoses de muitas espécies sistemàticamente diferentes.

III

Sôbre a influência da percentagem de ácico thymonucleico na formação de pseudo-pontes = pontes segundo DARLINGTON e LA COUR 1940

Em sete espécies de *Parideae* observaram DARLINGTON e LA COUR, em fixações feitas em meristemas radiculares de plantas prèviamente submetidas à acção de baixas tempe-

raturas (ca. 0°), uma diferenciação nos cromosomas, que estes autores agora consideram «constricções-não-sat» (comp. RESENDE 1937, 1939 b, e 1940 pág. 506), mas que ainda denominam «special» ou «differential segments».

Estes investigadores observaram além disso formações, que eles consideram verdadeiras pontes (1), sòmente entre cromosomas portadores daqueles segmentos. A aparição destas «pontes» é interpretada como resultado *da não, ou mais vagarosa divisão dos cromonemata naquelas regiões, por falta de ácido timonucleico.*

Comparando as figuras de texto 8 e 9 e Est. VIII 7 e 8 e Est. IX de DARLINGTON e LA COUR com as figs. 1 e 5 dêste trabalho, verifica-se que as «pontes» de DARLINGTON e LA COUR são formações da mesma natureza das por mim observadas e designadas como pseudo-pontes (2). Trata-se da mesma maneira de «pontes» que não interessam os cromonemata mas apenas a kalymma. *Interessassem aquelas ligações anafásicas os cromonemata então teríamos também de admitir que as idênticas ligações intercromosómicas observadas na metafase (fig. 1, j) e na anafase (comp. as ligações dos cromosomas 4 com 6 e 6 com 7 — fig. 8) eram ligações cromonemáticas dos diferentes cromosomas da guarnição entre si, o que é impossível.*

O facto daqueles autores não encontrarem «pontes» senão entre cromosomas portadores de «special segments» explica-se certamente pelo facto duma grande, senão mesmo a maior parte, das regiões distais de tôda a guarnição cromosómica das plantas por eles observadas, serem «special segments» (v. figs. l. c.). Uma análise longa e minuciosa mostraria que, como nas plantas por mim observadas,

---

(1) No texto serão estas formações de DARLINGTON e LA COUR designadas por «pontes».

(2) As figs. 12 e 13 da Est. IX (l. c.) parecem à primeira vista mostrar pontes, cuja formação não se poderia interpretar senão pela soldadura dos cromonemata. A comparação destas com as minhas fig. 5 *b*, *c*., Est. I b, mostra porém imediatamente a possibilidade da minha interpretação, isto é, da extensão assimétrica dum dos cromosomas anafásicos (v. tamb. as pontes por soldadura pág. 175-6).

estas «pontes» não escolhem zonas a-ou leptokalymmaticas dos cromosomas para se formarem.

Aloe mitriformis var. *Commelinii* é um objecto extremamente favorável para provar com segurança absoluta que a falta de ácido timonucleico não implica a formação daquelas «pontes»: esta variedade de *Aloe* possue pràticamente apenas um cromosoma satelífero (v. pág. 165 nota), em cuja sat-zona se pode considerar ausência completa de ácido thymonucleico, — emquanto os segmentos de DARLINGTON e LA COUR apenas diferem dos segmentos normais por possuírem menor percentagem dêste ácido, — apesar disso *nunca observei que a coalescência anafásica dos dois sat-cromosomas filhos interessados em «pontes» se limitasse exclusivamente àquela zona, ou que os cromosomas satelíferos mostrassem maior percentagem de «pontes» que os outros* (fig. 1, 5, 6).

Depois das observações já repetidas vezes feitas de «sticky chromosomes» (v. pág. 167) sem que estes mostrem qualquer região a-ou leptokalymmatica, não se compreenderia que DARLINGTON, que em 1941 (v. DARLINGTON e UPCOTT) cita estas observações — algumas de discípulos seus —, se lembrasse de afirmar em 1940 que a causa da qualidade «sticky» está na falta de ácido thymonucleico nessas regiões! DARLINGTON julgará porém, depois das suas observações de 1938 e 1940 nas *Parideae* (DARLINGTON e LA COUR), que todos aqueles cromosomas, uma vez observados em tecidos fixados a baixas temperaturas, mostrarão, nas regiões «sticky», «special segments» (comp. DARLINGTON e UPCOTT 1941). *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* mostra porém a temperaturas baixas (de -2° a -5°) *sempre uma só zona akalymmatica, a sat-zona, que, como dissemos, não é de modo nenhum preferida pela aglutinação cromática.*

As temperaturas de 0° não se devem certamente considerar para as *Parideae* como temperaturas anormais, pois estas plantas podem viver normalmente a baixas temperaturas: em Fevereiro e Março encontrei por exemplo no sul da Alemanha rebentos de *Paris quadrifolia* a irromper da neve.

IV

Delecções e *duplicações* expontâneas originadas dum modo até hoje desconhecido

Além das delecções expontâneas (v. pág. 176), de ocorrência não demasiado rara, consegue-se pela acção dos raios X grande percentagem destas mutações cromosómicas. Simultâneamente uma delecção e uma duplicação obtêem-se



Fig. 8. — *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* Bak.

Desenho da anafase fotografada na Est. II e. Os cromosomas 1 e 2 são desenhados não «in situ» mas um pouco mais à esquerda do sat-cromosoma (desenhado a cheio); da mesma maneira o cromosoma 8 foi desenhado um pouco mais à direita do cromosoma 7 com o fim de se poder ver com clareza a configuração de todos os cromosomas grandes da guarnição. O cromosoma desenhado a cheio é o sat-cromosoma, mostrando a delecção do satélite e da sat-zona no cromatídeo sem seta, emquanto o cromatídeo com seta mostra a «duplicação» das mesmas formações. Os braços longos dos cromosomas 1, 2, 3, 4 e 6 ocupavam na metafase uma posição perpendicular ao eixo do fuso acromático. Os cromosomas 7 e 8 uma posição paralela. A posição do cromosoma 5 também devia ter sido paralela ao eixo do fuso, o aspecto porém do seu cromatídeo inferior disposto em zig-zag é incompreensível!

O meio do cromatídeo superior (posição do desenho) do cromosoma 4 e a extremidade de outro cromatídeo do cromosoma 6 estão ligados por aglutinação cromática; o mesmo sucede com o outro cromatídeo do cromosoma 6 e o cromatídeo superior do cromosoma 7 (a aglutinação é representada no desenho por pontinhos).

pela rotura de pontes de soldadura num ponto diferente do da soldadura dos cromonemata (v. pág. 175 MACCLINTOCK). Em *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* observei um fenómeno, cujos resultados são os mesmos dos duma destas roturas de pontes, mas cuja origem é nova e singular: *na metafase observa-se uma rotura da sat-zona no ponto de ligação desta à cabeça dum dos cromatídeos e «soldadura» terminal dos dois satélites irmãos* (Est. II, fig. 8). Daqui



Fig. 9. — *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* Bak.

Desenho do sat-cromosoma da metafase de que a Est. II *b* mostra uma parte fotografada. Um outro exemplo da incompreensível assimetria da sat-zona e satélite (comp. fig. 3).

resulta uma delecção da sat-zona e respectivo satélite num dos núcleos filhos, e uma «duplicação» dêstes elementos no outro núcleo filho (fig. 8, Est. II *e, f*).

Êste fenómeno é relativamente freqüente e observa-se tanto em tecidos que mostram aglutinação cromática como em tecidos onde esta se não apresenta.

Estamos *em presença de casos de roturas expontâneas e «soldaduras» entre extremidades que não são extremidades-de-rotura* (comp. todavia pág. 176).

Tratar-se-á porém de soldaduras de cromonemata e, portanto, de verdadeiras duplicações, ou apenas de ligações da kalymma? Se se tratar de verdadeiras duplicações, estas serão observáveis depois de decorridos alguns ciclos mitóticos; se, pelo contrário, se tratar apenas de ligações kalymmáticas, estas não atingirão a profase do ciclo seguinte.

Outro fenómeno também digno de atenção é o da

evolução dos núcleos desporvidos da sua quási única zona de condensação nucleolar (comp. pág. 165 nota) (1).

A rotura expontânea do ponto que liga a sat-zona com um dos cromatideos (v. a.) parece não ser rara na família das *Liliaceas:* várias figuras de anteriores trabalhos meus (1937 a Abb. 9a, 1939 a Abb. 1a, 1940 Abb. 10), mostram estas roturas expontâneas na metafase. Emquanto não

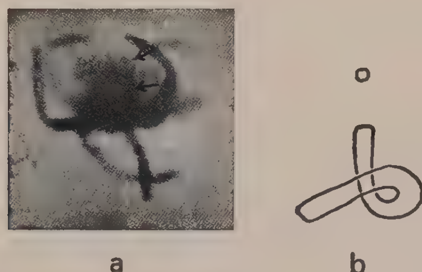


Fig. 10. — *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* Bak.
a, Fotografia de uma metafase mostrando (setas) a distensão que a sat-zona por vezes apresenta nesta fase. *b*, Desenho do sat-cromosoma fotografado.

observei, porém, casos como os que a fig. 8 e as figuras da Est. II, *d, e, f* representam, interpretei sempre aqueles aspectos dos sat-cromosomas como causados por esmagamentos devidos à pressão na lamela.

Nesta comunicação limito-me a fazer o primeiro relato sucinto destas singulares mutações cromosómicas, que revelam uma, por emquanto incompreensível, «assimetria de comportamento» dos dois cromatídeos-filhos, antes dêstes terem sofrido qualquer movimento anafásico. Reservo para investigações posteriores o seu estudo minucioso. A tarefa que imediatamente se impõe, e também a de maior interesse, é a de averiguar se se trata de um processo peculiar

---

(1) Até hoje porém, não consegui observar nenhum dêstes núcleos que me permitisse concluir da existência de soldaduras de cromonemata ou da viabilidade de núcleos portadores daquelas delecções. O número de mitoses examinadas não foi porém suficiente para poder tirar conclusões definitivas. Novas investigações são ainda necessárias.

às zonas akalymmaticas (ou leptokalymmaticas), ou se estas mutações também podem afectar as zonas pachykalymmaticas. Esta investigação é porém de difícil execução.

Uma outra assimetria das sat-zonas, cuja origem é por enquanto também indecifrável, é a assimetria representada nas figuras 3, 9, Est. IIa, seta.

De difícil interpretação é também a distensão excepcional das sat-zonas na metafase (fig. 10), e muito mais ainda a correlação positiva destas distensões nesta fase da mitose (v. RESENDE 1940 pág. 499).

* * *

Novos horizontes e, portanto, novos problemas, alguns deles certamente bem difíceis de decifrar, surgem no momento em que se observam factos até então imprevistos e quando se conseguem resolver problemas até então existentes.

RESUMO E CONCLUSÕES

1 — Investigaram-se não só as causas determinante da extensão variável das zonas satelíferas de núcleo para núcleo, como também as causas da assimetria destas zonas nas duas metades anafásicas do mesmo cromosoma em relação ao plano da placa equatorial.

Como estes dois fenómenos foram observados juntos pela primeira vez, em meristemas radiculares de *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* (RESENDE 1939 a), foi material desta variedade de *Aloe* o que em maior quantidade se utilizou nesta investigação.

2 — Verificou-se neste material — colhido em Portugal e nos jardins botânicos de Hamburgo e Berlim em grande abundância — que as preparações, que mostram sat-zonas com aquela variável distensão e assimetria, mostram também *quási sempre* mitoses, às vezes em bem reduzido número, outras vezes com grande freqüência, onde se observa coalescência dos satélites na anafase (fig. 1a, b; fig. 6a-seta).

A maior ou menor intensidade desta coalescência, que o autor denomina *aglutinação cromática*, conjugada com a posição dos cromosomas na metafase e com o movimento anafásico, explicam as distensões variáveis da sat-zona de núcleo para núcleo (v. pág. 166).

Da mesma maneira que os sat-cromosomas, podem também qualquer dos outros cromosomas mostrar aglutinação cromática (fig. 1 c; fig. 6).

3 — Não só as sat-zonas, mas *também as zonas pachykalymmaticas se distendem* (fig. 5, cromosoma 5). A formação de pseudo-pontes não escolhe zonas a- ou leptokalymmaticas.

A aglutinação cromática também pode dar origem a cromosomas retardatários (fig. 5 c, pág. 176).

4 — Observaram-se preparações, ou regiões destas, onde se notam distensões variáveis da sat-zona e de zonas pachykalymmáticas e cromosomas retardatários, com a configuração dos representados na fig. e da Est. I, e nenhuma mitose mostrando aglutinação cromática. Isto prova *a intermitência dêste fenómeno e das condições que o determinam.*

Tanto êste facto como a falta de generalidade de aglutinação cromática em tôdas as células dos tecidos, em que esta se observa, dificultam extremamente a determinação das suas causas (v. pág. 165-173).

5 — Referem-se e discutem-se tôdas as observações de aglutinação cromática, feitas na anafase desde GALEOTTI até hoje com designações diversas — «Piknose der Chromosomen» (POLITZER) e «sticky of chromosomes» (BEADLE et. al.)» — e destacam-se em especial as observações de aglutinação inter-cromosómica na metafase (v. RESENDE 1937, COUTINHO 1940 e aqui fig. 1 j, i; v. pág. 168) e na anafase (fig. 8, cromosomas 4/6 e 6/7). Estas observações são na opinião do autor a *demonstração incontestável de que a aglutinação cromática apenas interessa a kalymma* (v. pág. 183). Por isso *as ligações dos dois cromatideos na anafase, com o aspecto de pontes, são designadas pelo autor «pseudo--pontes»*, para se diferençarem das verdadeiras pontes

produzidas por soldadura dos cromonemata e por distensão (v. p. 166).

6 — Foi observada distensão assimétrica na anafase, não só das sat-zonas, como também, *dos braços longos de cromosomas completamente pachykalymmaticos* (v. fig. 5 *b* e p. 173). A assimetria anafásica é explicada pela *mecânica do deslocamento dos dois cromatídeos para os polos, no meio fibrilar quando eles jazem na metafase paralelos ao eixo do fuso e se encontram ligados por aglutinação cromática* (v. p. 178 e fig. 2*c*-*h*).

7 — A posição dos braços longos dos cromosomas grandes de *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* na metafase é completamente arbitrária: há mitoses onde todos estes braços se dispõem paralela, outras onde todos se dispõem perpendicularmente ao eixo do fuso, e outras mostrando todos os casos intermediários (v. p. 181-2).

8 — *A distensão assimétrica dos cromosomas origina na telofase uma nova espécie de pontes verdadeiras*, que se não podem nesta fase de forma nenhuma distinguir das pontes originadas por soldadura dos cromonemata. A formação destas pontes por distensão pode dar porém origem a extremidades de rotura, que por sua vez ocasionam fusão de cromonemata. Assim se torna, — em tecidos onde a aglutinação cromática seja freqüente, — *impossível distinguir na telofase* se as pontes são produzidos por distensão, se por soldadura de cromonemata (v. p. 176 e fig. 5).

9 — Os resultados até aqui resumidos foram obtidos em tecidos de plantas vivendo em condições normais.

Além da var. *Commelinii* foi observada aglutinação cromática em tecidos normais de mais quatro espécies ou variedades (v. p. 164).

10 — Em material irradiado (raios X) de *Aloe striata* × × *saponaria* observaram-se, numa zona limitada duma plântula, seis dias depois da irradiação, *anafases totalmente assimétricas* (fig. 7 e Est. I, j), cromosomas retardatários (fig. e da Est. I) e metafases com os cromosomas

nìtidamente mais compridos que nas mitoses de tecidos não tratados.

11 — As conclusões de DARLINGTON e LA COUR (1940), à cêrca da influência da quantidade de ácido thymonucleico na divisão dos cromonemata, são refutados (v. p. 182). O autor considera pseudo-pontes, idênticas às observadas na presente investigação, as «pontes» observadas por DARLINGTON e LA COUR (comp. porém n.º 8 dêste resumo).

12 — *Um novo processo de formação simultânea de delecções* e de «duplicações», respectivamente num e noutro cromatídeo irmão, *foi observado nas zonas akalymmaticas da var. Commelinii.* Futuras investigações serão dedicadas ao estudo minucioso dêste novo processo citológico, cuja aparição expontânea nesta variedade de *Aloe* se observa com relativa freqüência (v. p. 186).

Uma outra assimetria, hoje também ainda incompreensível, observa-se na sat-zona e satélite da var. *Commelinii* (v. fig. 3, 9 e est. IIa).

ZUSAMMENFASSUNG

1 — Untersucht wurden nicht nur die bestimmenden Ursachen der verschiedenen Ausdehnung der Sat-Zonen von Kern zu Kern sondern auch die Ursachen ihrer Asymmetrie in den beiden anaphasischen Hälften des gleichen Chromosoms hinsichtlich der Ebene der Äquatorialen-Platte.

Da diese beiden Erscheinungen zusammen erstmalig im Wurzelmeristem der *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* (RESENDE 1939 a) beobachtet worden sind, ist bei dieser Untersuchung vorwiegend Material dieser Varietät der *Aloe* zugrundegelegt worden.

2 — Bei diesem in Portugal und den Botanischen Gärten von Hamburg und Berlin reichlich vorgefunden Material hat sich herausgestellt, dass die Präparate, die Sat-Zonen mit solcher veränderlicher Streckung und Asymmetrie aufweisen, auch fast immer Mitosen aufweisen —

bald in sehr geringer Anzahl, bald häufiger vorkommend—, *bei denen sich Verklumpung der Trabanten in der Anaphase beobachten lässt* (Fig. 1 *a*, *b*; Fig. 6 *a* — Pfeil).

Die grössere oder geringere Intensität dieser Verklumpung, die Vf. als *chromatische Agglutination* bezeichnen möchte, erklärt zusammen mit der Stellung der Chromosomen in der Metaphase und mit der anaphasischen Bewegung die veränderlichen Streckungen der Sat-Zone von Kern zu Kern (s. S. 166).

Ebenfalls wie die Sat-Chromosomen können auch alle andere Chromosomen chromatische Agglutination zeigen (s. Abb. 1 c und Abb. 6).

3 — Streckungen treten also nicht nur bei den Sat--Zonen *sondern auch bei den pachykalymmatischen Teilen auf* (Abb. 5 b, Chromos. 5). Die Pseudo-Brücken-Bildung bevorzugt nicht a- oder leptokalymmatische Teile.

Zurückgebliebene Chromosomen können auch durch chromatische Agglutination entstanden sein (Abb. 5 c. S. 176).

4 — Es wurden Präparate untersucht, an denen sich im ganzen oder teilweise veränderliche Streckungen der Sat-Zone, der pachykallymmatischen Zonen und zurückgebliebene Chromosomen wie die auf Abb. *e* (Taf. I) dargestellten, aber keine Mitose mit chromatischer Agglutination gleichzeitig beobachten liessen. Dadurch wird die Intermittenz dieser Erscheinung und der Bedingungen, unter denen sie auftritt, bewiesen.

Die Bestimmung ihrer Ursache wird sowohl hierdurch wie dadurch äusserst erschwert, dass die chromatische Agglutination in allen Gewebezellen, in denen sie auftritt, nicht generell ist.

5 — Angeführt und besprochen werden alle Beobachtungen, die seit GALEOTTI bis heute mit verschiedenen Bezeichnungen an der chromatischen Agglutination in der Anaphase angestellt worden sind — «Piknose der Chromosomen» (POLITZER) und «sticky of chromosomes» (BEADLE u. a.). — Besonders wurden die Beobachtungen interchro-

mosomischer Agglutination in der Meta- und Anaphase hervorgehoben (s. RESENDE 1937, COUTINHO 1940 und hier Abb. 1 *j*, *i* und Abb. 8, chrom. 4/6, 6/7; s. S. 168). Diese Beobachtungen sind nach der Meinung des Vfs. *der unstreitige Beweis dafür, dass die chromatische Agglutination nur die Kalymma angeht* (s. S. 183). *Daher bezeichnet Vf. die brückenartige Verbindungen der beiden Chromatiden in der Anaphase* im Unterschied zu den wirklichen, durch Vereinigung der Chromonemata und durch Streckung gebildeten Brücken (s. Punkt. 8, S. 193), *als Pseudo-Brükken* (s. S 166).

6 — Asymmetrische Streckungen in der Anaphase wurden nicht nur in den Sat-Zonen sondern auch erstmalig *bei den langen Ästen der vollkommen pachykalymmatischen Chromosomen festgestellt* (s. S. 173 u. Abb. 5b, Chromos. 3).

Die anaphasische Asymmetrie erklärt sich aus der Mechanik der Fortbewegung der beiden Chromatiden auf die Pole zu in den Spindelfasern, wenn die Chromosomen parallel zur Spindelachse in der Metaphase liegen und durch die chromatische Agglutination gebunden sind (s. S. 178 und Abb. 2 *c-h*).

7 — Die Stellung der langen Äste der grossen Chromosomen von *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* in der Metaphase ist ganz willkürlich: es kommen Mitosen vor, wo alle Äste parallel, andere, in denen sie senkrecht zur Spindelachse liegen, und andere wiederrum, die alle Zwischenstadien aufweisen (s. S. 181-182).

8 — *Die asymmetrische Streckung der Chromosomen führt in der Telophase zu einer neuen Art wirklicher Brücken,* die sich in dieser Phase von den durch Vereinigung der Chromonemata erzeugten Brücken *in nichts unterscheiden lassen.* Die Bildung dieser Brücken durch Streckung kann aber zu Bruchflächen führen, die ihrerseits eine Fusion der Chromonemata hervorufen. So wird es unmöglich, in Geweben, bei denen die chromatische Agglutination häufig ist, in der Telophase zu unterscheiden, ob

die Brücken auf Streckungen oder auf Vereinigung der Chromonemata zurückzuführen sind (s. S. 176 und Abb. 4, 5).

9 — Die bisher zusammengefassten Ergebnisse wurden *in Pflanzengeweben unter normalen Lebensbedingungen erzielt.*

Ausser in der var. *Commelinii* wurde chromatische Agglutination in normalen Geweben von weiteren 4 Arten oder Varietäten beobachtet (s. S. 164).

10 — In bestrahltem Material (Röntgen) von *Aloe striata*×*saponaria* wurden in einer begrenzten Zone eines Keimlings 6 Tage nach der Bestrahlung *vollkommen asymmetrische Anaphasen* (Abb. 7 und Taf. 1 *j*), zurückgebliebene Chromosomen und Metaphasen mit gegenüber denen in den Mitosen nicht bestrahlter Gewebe sichtlich längeren Chromosomen beobachtet (Taf. I *e, f, g*).

11 — Die Schlüsse DARLINGTON und LA COUR (1940) über den Einfluss der Thymonukleinsäuremenge auf die Teilung der Chromonemata werden widerlegt (s. S. 182). Vf. betrachtet die von DARLINGTON und LA COUR beobachteten Brücken als Pseudo-Brücken gleich denen, die in der vorliegenden Untersuchung beobachtet wurden (vgl. aber Punkt 8 dieser Zusammenfassung).

12 — *Ein neuer Prozess gleichzeitiger Deletion in der einen und «Duplikation» in der anderen Schwesterchromatide wurde in den akalymmatischen Zonen und Trabanten der var. Commelinii festgestellt* (Abb. 8, Taf. II *d, e, f*). Künftige Untersuchungen sollen dem genauen Studium dieses neueren zytologischen Prozesses gelten, dessen spontanes Auftreten in dieser Varietät der *Aloe* sich verhältnismässig oft beobachten lässt (s. S. 186).

Eine andere heute ebenfalls noch unerklärliche Asymmetrie lässt sich in der Sat-Zone und im Trabanten der var. *Commelinii* feststellen (s. Abb. 5, Taf. II *a, b*).

BIBLIOGRAFIA

ALBERTI, W. e G. POLITZER

* 1923 Über den Einfluss der Röntgenstrahlen auf die Zellteilung. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Mech.* **100.**

* 1924 Über den Einfluss der Röntgenstrahlen auf die Zellteilung II. *Arch f. mikr. Anat. u. Entw.-Mech.* **103.**

BARBER, H. N.

1938 Delayed mitosis and chromosome fusion. *Nature* (Lond.) **141,** 80.

BEADLE G. W.

1933 A gene for sticky chromosomes in *Zea mays.* Zeitsch. f. Abst. u. *Vererb.* **63,** 195.

BELAR, K.

1929 Beiträge zur kausalanalyse der Mitose. III Untersuchungen an den Staubfadenhaarenzellen und Blattmeristenszellen von *Tradescantia virginica. Z. Zellf.* **10,** 73.

CALLAN

1941 Não publicado (cit. por DARLINGTON e UPCOTT, 1941).

CARPERSSON, T.

1941 Studien uber den Eiweissumsatz der Zelle. *Die Naturwissenschaften* **29,** 33.

COUTINHO, L. DE A.

1940 Os virus como agentes modificadores dos cromosomas. *Rev. Agron.* **28,** 83.

DARLINGTON, C. D. e L. LA COUR

1938 Differential reactivity of the chromosomes. *Ann. of. Bot.* (Lond.) N. S. **2,** 615.

1940 Nucleic acid starvation of chromosomes in *Trillium. Journ. of Genet.* **40,** 185.

DARLINGTON e M. B. UPCOTT

1941 Spontaneous chromosome change. *Journ. of Genet.* **41,** 297.

FERNANDES, A. e J. B. NEVES

1941 Sur l'origine des formes de *Narcissus Bulbocodium* L. à 26 chromosomes. *Bol. Soc. Brot.* **15,** *43.*

GALEOTTI, G.

* 1893 Experimentelle Erzeuzung von Unregelmässigkeiten des Karyokine-

* 1896 tischen Prozessus. *Zieglers Beitr.* **14,** 20.

GILES, N.

1940 Spontaneous chromosome aberrations in *Tradescantia. Genetics.* **25,** 16·

GURWITSCH, A.

* 1926 Das Problem der Zellteilung, physiologisch betrachtet. *Monographien Physiol.* **11** (Berl.).

---

* Designa trabalhos que não consegui ler e de que só tenho conhecimento por citações e referências.

HEITZ E.

1935 Chromosomenstruktur und Gene. *Zeitsch. f. Abst. u. Vererb.* **70**, 402.

KLINGSTEDT, H.

1939 Taxonomic and cytological studies on Grasshopper Hybrids I. Morphology and spermatogenesis of Chorthippus bicolor Charp. × Ch. Biguttulus L. *Journ. of Genet.* **37**, 389.

McCLINTOCK, B.

* 1938 The fusion of broken ends of sister halfchromatids following chromatid breakage at meiotic anaphases. *Res. Bull. Miss. Agric. Exp. St.* **290**, 1.

* 1939 The behaviour in sucessive nuclear divisions of a chromosome broken at meiosis. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash.* **25**, 405.

1941 The stability of broken ends of chromosomes in *Zea Mays*. *Genetics*. **26**, 234.

NAWASCHIN, M. e H. GERASSIMOWA

1936 Natur und Ursachen der Mutationen I. u. II. *Cytologia* (Toquio) **7** N.os 3 e 4.

POLITZER, G.

1934 Pathologie der Mitose. Protoplasma — *Monogr.* **7**.

RESENDE, F.

1937a Über die Ubiquität der SAT-Chromosomen bei den Blütenpflanzen. *Planta* (Berl.) **26**, 757.

1937b Kariologische Studien bei den Aloinae. II Das Auftreten von spontanen Mutationen und die Entstehung der SAT-Typen. *Bol. Soc. Brot.* **12** 2.a Serie, 119.

1939a Über das Verhalten des SAT-Fadens. *Planta* (Berl.) **29**, 306.

1939b Chromosome structure as observed in root tips. Nature (London) **144**, 481.

1940 Über die Chromosomenstruktur in der Mitose der Wurzelspitzen. II. Chromosoma (Berl.) **1**, 486.

WHITE, M. J. D.

The effects of X-rays on the first meiotic division in three species of Orthoptera. *Proc. roy. Soc. B.* **124**, 183.

DESCRIÇÃO DAS ESTAMPAS

ESTAMPA I

(Ampliação: ca. × 1.200, excepto a, c ca. × 2.700).

a–c. *Aloe mitriformis* var. *Commelinii* Bak.

d–i. *Aloe serrata* Haw. × *saponaria* Haw. (material irradiado-raios X).

a. Fotografia da anafase, cujo desenho se vê na figura 5 b. A seta indica a extremidade do cromosoma distendido.

b. Fotografia do plano onde se encontram as duas pontes da telofase desenhada na figura 5 c.

c. Fotografia do outro plano mostrando o cromosoma retardatário e os satélites.

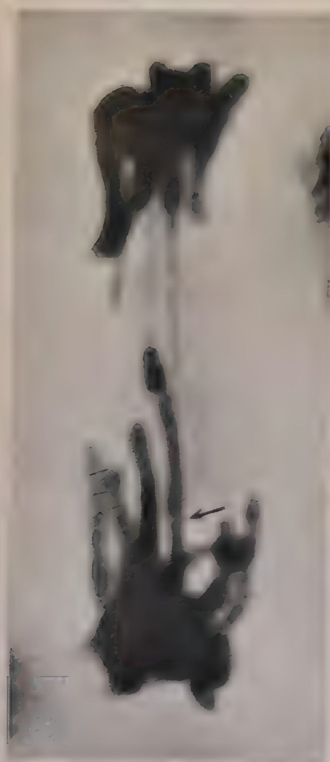
d. Telofase mostrando (setas) braços longos de cromosomas não englobados na massa cromosómica por terem sido retardados devido ao desaparecimento tardio da aglutinação cromática.

e. Telofase mostrando um par de cromosomas irmãos retardatários. Exemplo claríssimo de intermitência da aglutinação cromática: estes dois cromosomas formaram uma pseudo-ponte idêntica às representadas na fig. 6 b, antes porém de serem completamente separados pelo movimento cromosómico desapareceu a aglutinação cromática, que primeiro os impedira de chegar até aos polos juntos com os outros cromosomas da guarnição. Duas manchas escuras, que se vêem perto das extremidades dêstes retardatários não são de natureza cromática; trata-se de formações plasmáticas de aparecimento frequente nestes tecidos irradiados (ver outros pontos das figs. c, g, h, i).

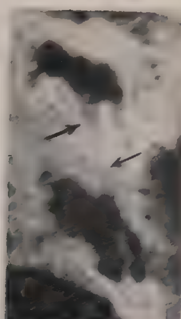
f-g. Duas metafases, uma de material não irradiado (f) e outra de material irradiado (g), mostrando os cromosomas muito mais compridos e mais delgados que (f), como a seta indica.

h. Anafase assimétrica com as metades ainda a caminho dos polos confirmando claramente a minha explicação (texto pag. [illegible]): os cromatídios que se não distendem são aqueles cujos centrómeros se deslocam primeiro no sentido da extremidade distal do cromatídio a que pertencem, começando a arrastá-lo todo só no momento em que êste se encontra completamente voltado.

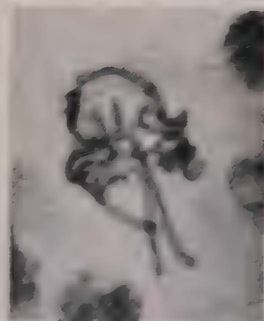
i. Anafase assimétrica mostrando já maior progresso que a fotografada em h (v. desenho, fig. 7).

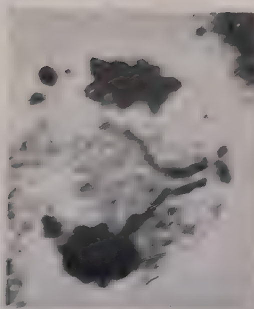

a


b


d

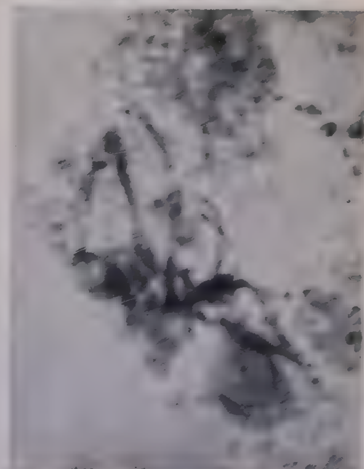

c


f


e


i


h


g

ESTAMPA II

(Ampliação ca. × 2.700 excepto c com ca. × 1.200).
Aloe mitriformis var. *Commelinii* Bak.

a, Ampliação da fotografia da figura 3 para mostrar de uma maneira evidente a assimetria cromática dos satélites (seta). Aqui a metade da direita, menos cromática, já quási se não distingue emquanto a figura 3 a mostra com clareza.

b, Fotografia de uma parte de uma metafase onde os satélites e as sat-zonas mostram também a mesma assimetria de (a).

c-f, Quatro fotografias mostrando quatro estados progressivos do até agora desconhecido processo de formação de delecções e «duplicações» (setas). Em *c* vê-se também que a cabeça do cromatídeo que sofre a delecção (veja 2 mm. abaixo da ponta da seta) parece também mostrar indícios de rotura.

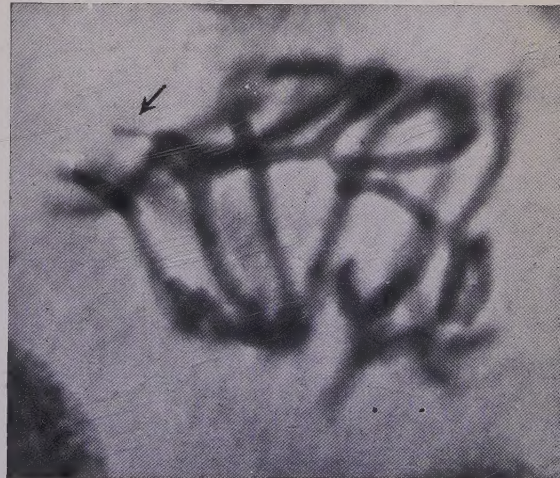

a


b


c


d


f


e

INDICE